This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

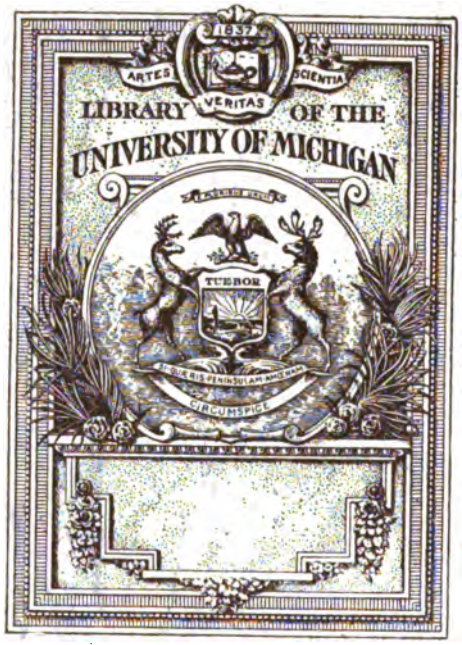
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

BUHR B

a39015 00008729 9b



OTTO HARRASSOWITZ

2a 40,-

QK
711
.V87

Untersuchungen

zur

experimentellen

Anatomie und Pathologie

des Pflanzenkörpers.

Von

Hermann Vöchting,
Professor an der Universität Tübingen.

Mit 20 Tafeln und 16 Textfiguren.

Tübingen
Verlag der H. Laupp'schen Buchhandlung
1908.

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von H. Laupp jr in Tübingen.

Vorwort.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse auf den nachfolgenden Blättern niedergelegt sind, erstrecken sich über einen Zeitraum von nicht unbeträchtlicher Länge. Sie nahmen darin den Verfasser bald neben anderen, bald ausschliesslich in Anspruch. Gegenstände wie die hier behandelten haben mehr als manche andere die Eigenschaft, ins Unbegrenzte zu führen, und es bedarf endlich einer Entscheidung oder, besser, eines sich Aufraffens, um zu einem wenn auch nur vorläufigen Abschlusse zu gelangen.

Während die Arbeit ausgeführt wurde, erschienen mehrere Abhandlungen und Aufsätze, die Beziehungen zu einzelnen Abschnitten unserer Untersuchungen boten. Soweit sie zu meiner Kenntnis gekommen, sind sie berücksichtigt worden. Bei der Ausdehnung aber, die die wissenschaftliche Tätigkeit auf allen Gebieten angenommen hat, und bei der Zersplitterung der Literatur mag mir das eine oder andere entgangen sein. Doch hoffe ich, nichts Wesentliches weder aus neuerer noch aus älterer Forschung übersehen zu haben. Hier sei noch zweier Abhandlungen gedacht, die erst kürzlich im 45. Bande der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erschienen und nicht mehr benutzt werden konnten, da der Text unserer Arbeit schon abgeschlossen war. Die erste ist die *H. Winklers*: „Ueber die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel"; die zweite: „Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen" hat *S. Simon* zum Verfasser. Der Leser wolle jene zu dem Kapitel über die Kompensation unter Geweben, diese zu den Abschnitten über die Regeneration und die Polarität der Gewebe heranziehen.

Was die Darstellung anlangt, so habe ich mich bemüht kurz zu sein, das geschriebene Wort aber reichlich durch Abbildungen zu ergänzen; ja hier und da wurde den Figuren das Sprechen ganz überlassen. Ich hoffe, dass darunter die Deutlichkeit und Bestimmtheit

390952

nicht gelitten haben. Die bekannte Maxime *Voltaires*: „Le secret d'ennuyer est celui de tout dire" gilt für den Naturforscher nur in beschränktem Sinne, nur insofern, als das Ueberflüssige zu vermeiden ist. Im übrigen besteht der Ausspruch *Goethes* zu Recht, und zwar nicht bloss für das Experiment, sondern auch für seine Darstellung: „Die Vermannigfaltigung eines jeden einzelnen Versuches ist also die eigentliche Pflicht eines Naturforschers. Er hat gerade die umgekehrte Pflicht eines Schriftstellers, der unterhalten will. Dieser wird Langeweile erregen, wenn er nichts zu denken übrig lässt; jener muss rastlos arbeiten, als wenn er seinen Nachfolgern nichts zu tun übrig lassen wollte, wenn ihn gleich die Disproportion unseres Verstandes zu der Natur der Dinge zeitig genug erinnert, dass kein Mensch Fähigkeiten genug habe, in irgend einer Sache abzuschliessen".

Die den Text erläuternden Abbildungen sind, der Natur der Arbeit entsprechend, von zweierlei Art; die einen geben die durch das Experiment veränderten Pflanzen oder deren Teile, die andern den anatomisch-histologischen Bau der Objekte wieder. Diese wurden sämtlich mit eigener Hand, jene unter meiner Aufsicht von Herrn Maler *Genter* und von dem kürzlich verstorbenen Lithographen und Maler *Baumann* hergestellt. Zur Vervielfältigung der beiderlei Zeichnungen dienten verschiedene Verfahren, für die mikroskopischen die Lithographie, für die körperlichen die Autotypie. Daraus ergab sich eine Verteilung der Figuren auf verschiedene Tafeln, die auch in deren Anordnung beibehalten wurde: die Tafeln I bis XIV enthalten die Lithographien, XV bis XX die Autotypien.

Schliesslich kann ich nicht unterlassen, zwei verehrten Männern ein Wort des Dankes auszusprechen: meinem Verleger, Herrn *Dr. P. Siebeck*, für die auf die äussere Ausstattung dieser Schrift verwendete Sorgfalt, sodann meinem Kollegen, Herrn *Dr. P. von Baumgarten*, für die stete Liebenswürdigkeit, die er meinen Wünschen nach pathologischer Literatur aus seinem Gebiete entgegenbrachte. Vielleicht steigt ihm beim Durchblättern der nachfolgenden Zeilen, wie mir selbst, die Erinnerung an manche schöne Stunde herauf, die wir in den langen Jahren unseres Wirkens an der lieben alten Tübinger Hochschule der Unterhaltung über die gemeinsamen Probleme gewidmet haben.

Tübingen, botanisches Institut, im September 1908.

H. Vöchting.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	1
Zur normalen Histologie der Kohlrabi-Pflanze	13
Der Stammteil über der Knolle	13
Das Mark	13
Die Rinde	18
Der Holzkörper	18
Der Stammteil unter der Knolle	20
Die Knolle	21
Das Mark	22
Die Rinde	30
Der normale Holzkörper	35
a. Der Holzteil	35
b. Der Bastteil	36
Die Blattspurstränge	37
Regeneration der Gewebe und Metamorphosen im Gewebe	43
Die Form der Kohlrabi-Knolle	43
Die Bedeutung des Lichtes	44
Der Einfluss der Ernährung. — Ernährungsbezirke	47
Das Platzen der Knolle	54
Die Regeneration der Knolle	55
Experimentelle Untersuchung	55
Die histologischen Vorgänge	64
Regeneration der Rinde und des Cambiums	68
Regeneration der Oberhaut	73
Die Entstehung der grossen Wundgewebekörper	79
Zellenwucherungen der Wundfläche. — Callusbildungen	88
Verwundungen durch Fremdkörper	92
Die Ursachen der Wundkörperbildung	94
Regeneration im Blattgewebe	95
Rückblick auf die Gewebe-Metamorphosen	97
Die Specifität der Zellen	98
Kompensation unter Geweben (Vikarierende Gewebe)	102
Versuche mit dem Kohlrabi	102
1. Transplantations-Versuche	103
a. Pfropfen von unbewurzelten Knollen auf Knollen	103
b. Pfropfen von bewurzelten Knollen auf Knollen	108
c. Transplantation von Blättern auf Knollen	109
1. Transplantation junger Blätter in junges Mark	109

Seite

2. Transplantation junger Blätter in altes Mark 112
Rückblick 117
2. Ringelungsversuche 119
3. Partielle Entfernung des Markes 122
4. Regenerations-Versuche 123
Versuche mit Phyllocactus-Formen 125
1. Versuch 126
2. Versuch 129
Versuche mit Mammillaria rhodantha 131
Zur Polarität der Zellen 133
a. Die Regenerations-Erscheinungen 137
b. Transplantations-Versuche 145
Aeussere und innere Folgen der Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit . . 152
I. Experimentelle Untersuchung 152
A. Knollenpflanzen 152
Die Runkelrübe 152
Der Kohlrabi 153
B. Pflanzen ohne Knollen 162
Der Wirsing 162
Brassica Rapa var. oleifera α. hiemalis 163
Daucus Carota 165
Helianthus annuus 165
Ueber Wurzelgallen 169
Ricinus africanus und communis 171
Phyllocactus 171
II. Histologische Untersuchung. 173
A. Knollenpflanzen 173
Der Kohlrabi 173
Der Stamm ohne die Blattkissen 173
Das Blattkissen 175
Die Rinde 176
Die Bündelkörper 179
Der Achselspross 193
Das Blatt 196
Die organischen Reserve-Stoffe 197
Der Gehalt an Nährsalzen 198
B. Pflanzen ohne Knollen 201
Der Wirsing 201
1. Die normale Pflanze 201
2. Die hypertrophische Pflanze 203
Der Stamm 203
Blattkissen und Achselspross 206
Das Blattkissen 206
Der Achselspross 207
Die Wurzel 208
Das Blatt 210
Helianthus annuus 211
Der hypertrophische Stamm 211
Erste Form des hypertrophischen Stammes 213
Zweite Form des hypertrophischen Stammes 213
Zum Bau des normalen Holzkörpers 217
Der Holzkörper des hypertrophischen Stammes . . . 222

Seite

Markstrahlen 222
Die Gefässe 224
Die Holzzellen 226
Das Blatt 228
Phyllocactus 229
Rückblick und allgemeine Erörterung 232
Ueber künstliche Knollenbildung 248
Ueber die Bildung mechanischer Zellen 254
1. Druckversuche 258
a. Mit dem Wirsing 258
a. Hypertrophische Pflanze 259
b. Normale Pflanze 260
b. Versuche mit Helianthus annuus 262
c. Versuche mit Phyllocactus 267
d. Versuche mit der Kartoffel 268
a. Mit etiolierten Sprossen 268
b. Mit Knollen 269
2. Zugversuche 270
a. Wirkung des Zuges auf vertikale Achsen 270
Versuche mit Helianthus 270
b. Wirkung des Zuges auf horizontale Achsen 277
Versuche mit dem Wirsing 277
Versuche mit dem Kohlrabi 282
Die Bildung mechanischer Zellen durch Korrelation 283
Die Verstärkung mechanischer Zellen infolge erhöhten Eigengewichtes 286
Die Bildung mechanischer Zellen durch anomale Ernährung . . . 290
a. In alten Kohlrabi-Knollen 290
b. In hypertrophischen Kürbisranken 292
Zusammenfassung 293
Erklärung der Figuren 298

Einleitung.

In einer vor mehreren Jahren veröffentlichten Untersuchung über vikarierende Organe am Pflanzenkörper wurde vom Verfasser dieser Zeilen gezeigt, dass man im stande ist, durch künstlich verursachte Störungen im Stoffwechsel der Pflanze die Bildung von Organen herbeizuführen, die im Laufe der normalen Entwickelung niemals auftreten; dass man ferner vermag, für bestimmte Aufgaben erzeugten Organen Leistungen zu übertragen, denen ihr Bau nicht entspricht. Diese Vorgänge waren, wie sich erwarten liess, nur möglich, wenn damit innere Veränderungen in der Gewebebildung Hand in Hand gingen. In der Tat entstanden den neuen, ungewohnten Bedürfnissen entsprechend wasserleitende Elemente, Gefässe und Tracheiden, sodann spezifisches Speichergewebe an Orten, an denen sie sonst nicht vorhanden sind.

Der Untersuchung lagen alte Gedanken und der lange gehegte Plan zu Grunde, die Lösung bestimmter anatomisch-histologischer Probleme auf experimentellem Wege zu versuchen. Sie bildeten den Ausgangspunkt für neue Arbeiten, die sich jedoch dadurch unterscheiden, dass die histologische Seite durchaus in den Vordergrund tritt. Der grösste Teil der hiebei gewonnenen Erfahrungen ist in den nachfolgenden Blättern niedergelegt. Ueber weitere Untersuchungen, schon abgeschlossene und noch nicht vollendete, soll später berichtet werden.

Wer aufmerksamen Blickes der Entwickelung unserer Wissenschaft gefolgt ist, wird längst zu der Vorstellung gelangt sein, dass die experimentelle Morphologie durch eine experimentelle Anatomie und Histologie ergänzt werden solle. Zwar liesse sich behaupten, dass diese, streng genommen, schon in jener enthalten seien; dass, wenn man auf die Gliederung des Körpers verändernd einwirke, davon ja auch seine innere Struktur getroffen werde. Dem gegenüber aber wäre zu bedenken, dass die besonderen Fragen, welche die Anatomie und Histologie stellen,

durch die auf die Behandlung ganzer Glieder gerichtete Forschung zunächst nicht berührt werden. Jene verlangen meistens eigene Lösungen; ihr Gebiet ist weiter und manche von ihnen haben mit den morphologischen Problemen nur geringen oder keinen Zusammenhang.

Zu einer solchen Anatomie und Histologie liegen aus neuerer und neuester Zeit manche, teilweise wertvolle Ansätze vor. Es sei nur erinnert an die Arbeit *Rauwenhoffs* aus älterer und die *Mac Dougals* aus neuester Zeit über die histologischen Veränderungen in etiolierten Organen, an die Untersuchungen *Sachs'*, *de Vries'* und *Krabbes* über die Ursachen der Jahresringbildung, an die Arbeiten *Constantins* über die je nach der Kultur in Luft, der Erde oder dem Wasser eintretenden Gewebeveränderungen bestimmter Stengel und Wurzeln, an die Versuche *Kohls* über die Wirkung der Transpiration auf die Ausbildung der Gewebe, an *Stahls* und A. Arbeiten über die Abhängigkeit des Baues des Assimilations-Gewebes von der Licht-Intensität, an *Josts* Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Blattentwickelung und Gefässbildung, an *Wiesners* Versuche über den Einfluss des Dampfgehaltes der Luft auf den Bau des Gewebes, an die Arbeiten *Heglers*, *Wiedersheims* und *Balls* über die Wirkung des Zuges auf die Bildung mechanischer Zellen, an die ausgedehnten Studien *Bonniers* über den Einfluss des Klimas der Ebene und der Alpen auf die Gewebebildung der höheren Pflanzen, und endlich an alle Untersuchungen, die auf die Regeneration der Gewebe gerichtet sind.

Alle diese Arbeiten, denen sich leicht noch weitere beifügen liessen, verfolgen die Aufgabe, durch Versuche und Beobachtung festzustellen, welche Bedingungen die Bildung besonderer Gewebeformen hervorrufen, ihre Entwickelung beeinflussen, oder welche Wirkung die äusseren Lebensbedingungen im ganzen auf den Bau des Körpers ausüben. — Diese Forschung, nach allen Seiten ausgeführt, auf alle Gewebe ausgedehnt, auf den Einfluss nicht nur der äusseren, sondern auch der inneren Ursachen gerichtet, würde zu einer Anatomie und Histologie führen, die im engeren Sinne als physiologische zu bezeichnen wäre, und die eine wichtige Ergänzung sowohl zu der bei uns hauptsächlich von *Strasburger* gepflegten vergleichend-entwickelungsgeschichtlichen, als zu der von *Schwendener* und *Haberlandt* vertretenen physiologischen Anatomie bilden würde.

Ob sich nun ein eigener Zweig der Wissenschaft von bezeichneter Art entwickeln wird, muss der Zukunft vorbehalten bleiben. Aus bald an-

zugebenden Gründen ist die Behandlung der meisten Probleme mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden. Doch darf man hoffen, dass planmässige und beharrliche Arbeit, die stete Verbindung von Beobachtung und Versuch zu Ergebnissen führen werden, die unser Wissen über die inneren Wachstumsvorgänge erweitern. Gewiss werden sie aber auch den Rätseln, die sich an alle Lebens-, besonders die Entwickelungs-Prozesse knüpfen, immer neue beifügen.

Als eine besondere, vielleicht die höchste Aufgabe dieser auf die kausalen Zusammenhänge gerichteten Forschung kann man die Aufdekkung der Ursachen hinstellen, welche die Gewebe-Differenzierung in den Vegetations-Punkten, die Entstehung der einzelnen Histogene bewirken. An dieser Stelle würde sich die experimentelle Untersuchung mit den Arbeiten *Bertholds* [1]) begegnen, der sich schon vor mehr als zwanzig Jahren das Ziel steckte, die Symmetrie-Verhältnisse im anatomischen Bau der Pflanzen und die Mechanik der Gewebe-Differenzierung nachzuweisen. Der von ihm zur Erreichung seines Zieles eingeschlagene Weg ist anderer Art. Er geht von den Organisations-Verhältnissen in den jungen Pflanzenteilen aus und hat in der Verfolgung seiner Aufgabe zunächst in umfassenden Arbeiten eine Physiologie der Organisation geschaffen, die, an sich schon bedeutungsvoll, eine Grundlage für das Studium der Gewebe-Differenzierung bilden wird. Vielleicht gelingt es, durch Studien dieser Art in Verbindung mit dem Versuch in die verwickelten Verhältnisse der Arbeitsteilung unter den Geweben des Scheitels einzudringen.

Für die experimentelle Richtung kann es sich jedoch nicht schon jetzt darum handeln, die Vorgänge in der Vegetations-Spitze zu zergliedern; sie wird sich zunächst hauptsächlich an sekundäre Prozesse halten und den Einfluss äusserer und innerer Ursachen auf die Bildung einzelner Gewebeformen festzustellen suchen. Schon diese Aufgabe kämpft, wie vorhin angedeutet, mit besonderen Schwierigkeiten. Die zu untersuchenden Glieder des Körpers der höheren Pflanzen bestehen stets aus verschiedenen Geweben, die zu organischen Einheiten verbunden sind. Die Agentien, die der Experimentator einwirken lässt, treffen daher stets solche Verbindungen und es ist meist schwer, ihren Einfluss auf die einzelne Gewebeform zu bestimmen. Man ist daher oft auf Umwege verschiedener Art angewiesen, um zum Ziele zu gelangen.

1) *Berthold, G.*, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. I. Teil. Leipzig 1898. S. 1.

In der Mehrzahl der vorhin aufgezählten und den meisten verwandten Arbeiten suchte man den anatomischen Bau dadurch zu beeinflussen, dass man einzelne äussere Kräfte auf den Körper einwirken liess oder ihn abnormen Lebensbedingungen aussetzte. In anderen Untersuchungen bestrebte man sich, die Lösung der Probleme auf operativem Wege zu erreichen. Dies war auch in den genannten Arbeiten das Verfahren des Verfassers. Sein Bemühen war dahin gerichtet, durch Eingriffe in die Gliederung und den Haushalt des Organismus die Gewebebildung auf anomale Bahnen zu leiten und dabei Einblick in die inneren Vorgänge zu gewinnen. Als Mittel hierzu diente die Herstellung ungewöhnlich gebauter Lebenseinheiten, die Verbindung nicht zusammengehörender Glieder durch Transplantation und künstlich erzeugte Hypertrophie.

Dieselben Forschungs-Methoden wurden in den Untersuchungen angewandt, deren Ergebnisse wir hier vorlegen, in besonderem Masse bediente man sich der Hypertrophien. Es wird sich von neuem zeigen, dass wir im stande sind, dadurch eigentümliche, potentiell im Organismus schlummernde Fähigkeiten ans Licht zu ziehen, die unter normalen Verhältnissen nie zu Tage treten.

Mit der Angabe der Methoden ist zugleich gesagt, dass wir in unserer Arbeit das Bereich des Pathologischen betreten, dieses Wort in weiterem und engerem Sinne genommen[1]). In der Tat gehören fast sämtliche Untersuchungen dem Grenzgebiete an, in dem sich normale Anatomie und Physiologie mit der Pathologie berühren. Die Bedeutung der Pathologie für das Verständnis der normalen Lebensvorgänge ist oft betont worden. Schon *Albrecht von Haller* sprach von ihr als dem Wissenszweige, der die Physiologie erleuchte, und *Johannes Müller* nahm ganze Abschnitte der Pathologie in sein grosses Handbuch auf. Keiner aber hat den innigen Zusammenhang des Pathologischen mit dem Normalen, die gegenseitige Befruchtung, die sich aus dem vergleichenden Studium der beiden ergibt, nachdrücklicher gelehrt, als *Rudolf Virchow*. — So hat sich auf medizinischem Gebiete neben der pathologischen Anatomie eine pathologische Physiologie entwickelt.

In der Botanik ist die Pathologie aus naheliegenden Gründen nicht in gleichem Masse gepflegt worden. Sieht man von den Infektions-

1) *Cohnheim, J.*, Vorlesungen über allgemeine Pathologie. I. Band. Berlin 1877. S. 1 ff.

Krankheiten ab, so muss man gestehen, dass grosse Abschnitte der pathologischen Anatomie noch einer gründlichen Behandlung harren, dass die pathologische Physiologie noch so gut wie völlig fehlt. In den letzten Jahren aber hat sich eine Wendung zum Besseren vollzogen. *Küsters* pathologische Anatomie bedeutet einen wichtigen Fortschritt, den auch die nicht verkennen können, welche, wie der Verfasser, an die einfache Uebertragung der tierisch-pathologischen Gewebeeinteilung auf die pflanzlichen Verhältnisse gewisse Bedenken knüpfen.

Eine Reihe pathologischer Vorgänge steht mit der Entwickelungs-Physiologie in naher Verbindung, ein Umstand, den *Roux*, *O. Hertwig*, *Morgan* u. A. wiederholt erörtert haben. Neben der Regeneration kommen hier besonders innere Zusammenhänge, kompensatorische Hypertrophien, Regulationen u. a. in Betracht, die darum von Interesse sind, weil sie die Fähigkeit der Selbststeuerung des Organismus, sein inneres Können, aber auch die Schranken seines Könnens, vor Augen führen. Ueber die organischen Regulationen verdankt man *Driesch* eine inhaltsreiche Studie. Mit diesen Dingen werden wir uns im Laufe unserer Darstellung von neuem befassen.

Im Anschlusse an das eben Ausgeführte sei hier noch einer allgemeinen Betrachtung Raum gegönnt.

Dass sich Bau und Funktion der für den Lebensunterhalt wichtigsten Gewebe im allgemeinen entsprechen, ist eine Wahrheit, die Niemand bezweifeln kann. Sollen die Gewebe ihre Leistungen für den Organismus erfüllen, so müssen sie zweckmässig gebaut sein. Wären sie es nicht, so könnten die Pflanzen nicht existieren. Diese Wahrheit bildet die Grundlage der physiologischen Anatomie, die von *Schwendener* begründet, von ihm und seinen Schülern, vor allen von *Haberlandt*, ausgebildet wurde und in dem von diesem verfassten Handbuche einen in jeder Beziehung vorzüglichen Ausdruck gefunden hat. Der bedeutende Fortschritt, den unsere Kenntnis vom Bau der Pflanzen durch die Arbeiten dieser Schule erfahren, liegt offen vor aller Augen.

Der Organismus ist hiernach aus Geweben aufgebaut, die sich im Laufe der phylogenetischen Entwickelung bestimmten Zwecken angepasst haben. Doch gibt es auch, wie *Haberlandt*[1]) in der Einleitung zu seinem Werke hervorhebt, funktionslose Zellen und Zellen-Komplexe.

1) *Haberlandt, G.*, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Auflage. Leipzig 1904. S. 1 ff.

Er führt diese hauptsächlich auf Funktions-Verlust zurück, der sich nun in der Ontogenie, und dies ist der häufigere Fall, oder, was seltener, in der Phylogenie vollzogen haben kann. Im ganzen aber legt er diesen Dingen, von seinem Standpunkte aus gewiss mit Recht, wenig Bedeutung bei.

Anders verhält sich die Sache, wenn wir sie vom entwickelungsphysiologischen Gesichtspunkte aus betrachten. Dann gewinnen diese funktionslosen oder unter Umständen selbst pathologischen Gewebe hohes Interesse, da sie lehren, dass der Organismus gesetzmässig und notwendig schafft, gleichviel ob dabei Zweckmässiges oder Unzweckmässiges zu Tage tritt. In der Betonung dieses Umstandes begegnen wir uns mit *Berthold*[1]), der sich darüber in folgender Weise äussert: „Gewiss ist die Pflanze in ihrer äusseren und inneren Organisation zweckmässig gebaut, denn sie würde nicht existenzfähig sein, wenn es nicht der Fall wäre. Aber diese Zweckmässigkeit ist nicht eine absolute, sie hat ihre Grenzen und bezieht sich ohne Zweifel vielfach nur auf die grossen Züge der Organisation. Die Einzelheiten derselben sind dagegen nicht auf Schritt und Tritt das Ergebnis zweckmässiger Anpassungen, sondern sie sind das Produkt eines blindwirkenden Mechanismus, der zwar im ganzen zweckmässig arbeitet, der aber im einzelnen auf Schritt und Tritt auch Unzweckmässiges oder doch Nutzloses und Gleichgültiges schafft. Niemals können alle ererbten Verhältnisse der Organisation bei veränderten Lebensgewohnheiten und unter anderen Existenzbedingungen noch in jeder Berechnung zweckmässig sein, und neue Anpassungen werden im ganzen erst im Gegensatz zu vielen von ihnen sich zu entwickeln vermögen."

An einer andern Stelle bespricht *Berthold* seine Auffassung von der Natur der Anpassung. Sie ist nach ihm derart geregelt, „dass unter dem Einfluss der inneren und äusseren Wechselbeziehungen ein Mechanismus besteht, der teleologisch wirkt, der, wie *Pflüger* ausgeführt hat, so funktioniert, dass ein entstehendes Bedürfnis sofort auch die Ursache der Befriedigung dieses Bedürfnisses wird. Dieser Mechanismus arbeitet aber nur innerhalb bestimmter Grenzen, nicht unter allen Umständen zweckmässig; er versagt bald hier, bald da, es wird Unzweckmässiges und Abnormes geschaffen, wofür die Missbildungen im äusseren und inneren Bau sprechende Beispiele liefern."

---

1) *Berthold, G.*, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. Teil. 1. Hälfte. Leipzig 1904. S. 3.

Mit diesen Ansichten *Bertholds* stimmen die unsrigen in allen wesentlichen Punkten überein. Die Schwierigkeit beginnt aber in der Histologie, sobald es sich darum handelt, für ein einzelnes Gewebe oder einen Teil eines solchen die Zwecklosigkeit zu beweisen. Kommen zwecklose Gewebe auch im normal gebauten Körper vor, nicht bloss in den Missbildungen und reduzierten Organen?

Zunächst sei hier der unharmonischen Abstimmungen in der Gewebebildung gedacht, die *Berthold*[1]) in seinem Werke bespricht. Gewöhnlich verläuft die Entwickelung in der Art, dass der Besitzstand der Gewebemassen gegen einander zu Beginn der Entwickelung und in deren weiterem Verlaufe gleichförmig bleibt. Von dieser im allgemeinen geltenden Regel gibt es aber mancherlei Ausnahmen, in denen der fragliche Besitzstand im späteren Wachstum verändert wird, ein Verhalten, das *Berthold* als „unharmonische Abstimmung" bezeichnet. Hierher gehört es, dass im Marke und in der Rinde ganze Gewebe-Komplexe zu Grunde gehen, dass mit der Ausbildung der Blätter vieler Palmen und mancher Aroideen das Absterben von Zellenmassen verbunden ist. — Die Verschiedenheit zwischen der normalen und der unharmonischen Abstimmung hebt *Berthold* mit Recht hervor, doch ist klar, dass damit über den zweckmässigen oder unzweckmässigen Verlauf der Vorgänge nichts ausgesagt ist. *Berthold* selbst äussert sich darüber nicht bestimmt; der Ausdruck „unharmonische Abstimmung" könnte aber leicht zu der Annahme führen, die darunter verstandenen Prozesse seien unzweckmässig, was zu beweisen in der Tat sehr schwer sein dürfte.

Haberlandt[2]) erwähnt nur zweier Beispiele, für die er annimmt, dass sie in phylogenetischer Rückbildung begriffen seien. Das erste bilden die mehr oder minder geschwundenen Gefässbündelscheiden in den Blättern einiger Euphorbien. Es wird angenommen, dass die ursprünglich vorhanden gewesenen Scheiden ihre Funktion der Stoffleitung ganz oder teilweise an die Milchröhren abgegeben haben, somit funktionslos geworden und deshalb geschwunden seien. Als zweites Beispiel dienen die Spaltöffnungs-Apparate der Sphagnum-Kapseln. An ihnen werden wohl die Schliesszellen angelegt, aber es entstehen keine Spalten und ebensowenig bilden sich Atemhöhlen. *Haberlandt* betrachtet diese Spaltöffnungen als Rückbildungen, die mit dem völligen Schwinden des Assimilations-Gewebes in der Sphagnum-Kapsel zusammenhängen.

1) a. a. O. S. 142. 2) a. a. O. S. 2.

In der Tat spricht vieles dafür, dass in diesen unentwickelten Spaltöffnungen der Organismus etwas Zweckloses schafft; das erste Beispiel dagegen ist weniger überzeugend.

Da unsere allgemeinen Ansichten, auch wenn sie noch so einleuchtend sind, doch des Prüfsteins der Erfahrung bedürfen, so wird jeder Einblick in eine besondere Art unzweckmässiger Bildung von einigem Interesse sein. Einen solchen gewährt die Entwickelung eigentümlicher, an den Sprossen der Rhipsalis micrantha D. C. auftretender verkümmerter Epidermis-Streifen, die Verfasser[1]) schon vor vielen Jahren eingehend beschrieben, auch zu deuten versucht hat, und die für die Ausbildung seiner Ansichten über die hier behandelten Gegenstände geradezu massgebend geworden sind. Dieses Beispiel bietet dazu den Vorzug, dass sich die entscheidenden Vorgänge schon dicht unter dem Scheitel abspielen, woraus folgt, dass dieser selbst also trotz seiner scheinbar normalen Struktur in bestimmten Histogenen unzweckmässig gebaut ist. Wir führen hier nur das Wesentlichste der Sache an.

An den langgestreckten, stumpf fünfkantigen Sprossen der genannten Art besteht die Oberhaut aus der Achse parallel verlaufenden Höhenzügen, die mit Tälern abwechseln; Höhe und Tiefe schwanken bei beiden innerhalb mässiger Grenzen. Die Bildung der Höhen beruht darauf, dass die Zellen in radialer Richtung stärker wachsen. Sie teilen sich dabei, aber fast ausschliesslich durch radiale Wände; tangentiale, die bei Rh. funalis S. auftreten, finden sich hier nicht oder nur ganz ausnahmsweise. Auf den Höhenzügen liegen die Spaltöffnungen, die wie bei den verwandten Formen mit quer gerichtetem Spalt versehen sind. Zwischen diesen Zügen gewahrt man nun schmale oder breitere glänzende, bei näherer Betrachtung schon dem unbewaffneten Auge auffallende Streifen. Wie die Untersuchung ergibt, bestehen sie aus Elementen, die beträchtlich kleiner sind, als die der übrigen Haut, kleiner sowohl in radialer, wie tangentialer Richtung. Die einzelnen Zellen wölben sich nicht oder nur sehr wenig vor; ihre Aussenwände sind kaum halb so dick, wie die der gewöhnlichen Zellen. In den Streifen werden auch Spaltöffnungen angelegt, aber diese gelangen niemals zu normaler Ausbildung. Ihre Entwickelung kann auf verschiedenen Stufen unterbrochen werden, und man sieht darnach sehr verschiedene Bilder, die wir hier nicht zu beschreiben haben. Wohl aber ist noch hervorzuheben,

1) *Vöchting, H.*, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. *Pringsheims* Jahrbücher. IX. Bd. Leipzig 1873—74. S. 370, 389 ff., 427 ff.

dass die Streifen meist früh durch Kork ersetzt werden, während die übrige Oberhaut jahrelang unverändert bleibt. Hinsichtlich alles Weiteren sei auf die genannte Arbeit verwiesen.

Die Streifen sind Hemmungsbildungen, bestehen aus verkümmerter Epidermis; davon überzeugt jeder Blick. Man gewinnt unmittelbar den Eindruck, dass ihre Zellen an dem ihnen eigenen Ausdehnungsbestreben gehindert worden seien. Für Rhipsalis micrantha und verwandte Arten ist charakteristisch, dass die Oberhaut ein ungewöhnlich wachsendes, verhältnismässig selbständiges, Gewebe darstellt. Dies spricht sich aus in der Erzeugung der von Tälern unterbrochenen Höhenzüge, in der Bildung einzelner kleiner Gipfel, in dem ungleichen, sogar selbst von Tangential-Wänden begleiteten radialen Wachstum. In der Regel besteht zwischen dem Wachstum der Epidermis und der darunter liegenden Rinde ein harmonisches Verhältnis, beide entwickeln sich in der einander entsprechenden Weise. Bei Rh. micrantha dagegen ist diese Uebereinstimmung nicht vorhanden. Die Rinde entwickelt sich derart, dass der Gesamtheit der mit ihr verbundenen Epidermis-Zellenreihen nicht der erforderliche Raum zu normaler Gestaltung geboten wird. Es treten örtlich Störungen auf, die zur Bildung der Streifen führen. Zwischen den Reihen der Oberhaut, die sich normal ausbilden können und denen, die daran verhindert werden, ist ein ähnliches Verhältnis vorhanden, wie zwischen den Samenknospen eines Fruchtknotens, in dem jene in Ueberzahl gebildet werden. Wie hier stets nur diejenige Anzahl von Samenknospen zur Ausbildung gelangt, für die Raum vorhanden ist, die übrigen aber zu Grunde gehen, so entwickeln sich auf unserer Oberhaut nur so viel Zellenreihen in normaler Art, als Platz haben, während die übrigbleibenden verkümmern. — Das Merkwürdige besteht hier darin, dass sich der Gegensatz nicht zwischen getrennten Organen, sondern zwischen den Zellenreihen eines geschlossenen Gewebekörpers ausbildet.

Und zwar muss das Missverhältnis schon im Scheitel vorgebildet sein. Im höchsten Teile der Vegetations-Kuppe sind die Zellen des Dermatogens zwar noch regellos geordnet; bald unter der Kuppe aber beginnt die Bildung der zur Achse parallelen Reihen und damit ist alles Weitere gegeben.

Unsere Oberhaut bietet sonach das Beispiel einer, um *Bertholds* Ausdruck zu gebrauchen, unharmonischen Abstimmung dar, die mit einer im eigentlichen Sinne pathologischen Gewebebildung verbunden ist.

Wie man sich die geschilderten Verhältnisse phylogenetisch entstanden denken kann, ist hier nicht auszuführen. Ein auf Grund ver-

gleichender Untersuchung der Gattung Rhipsalis angestellter Versuch wurde in der erwähnten Arbeit mitgeteilt.

Beispiele der beschriebenen Art, in der sich die Vorgänge so klar und anschaulich abspielen, sind gewiss nicht häufig. Doch sei hier noch auf ein allerdings einfacheres Vorkommen hingewiesen, von dem man sich leicht überzeugen kann. In den Epidermen einzelner Pflanzen gewahrt man unter der überwiegenden Zahl normal entwickelter Spaltöffnungen hier und da Bildungen, in denen wohl die Mutterzellen des Schliesszellenpaares angelegt oder wo selbst noch die zur Anlage dieses Paares führende Längenwand erzeugt wurde, alles Weitere aber unterblieb. Lehrreiche Beispiele hierfür bilden die Blätter der Clivia nobilis und besonders mancher Sempervivum-Arten. Bei diesen gehen bekanntlich der Anlage der Schliesszellen Teilungen nach einer Regel voraus, die der in den dreiseitigen Scheitelzellen herrschenden ähnlich ist. Man sieht nun nicht selten Zellen-Komplexe, in denen die Einleitung zur Bildung der Spaltöffnungen mehr oder weniger weit, gewöhnlich bis zur Anlage der Mutterzelle der Schliesszellen, vorgeschritten, dann aber stehen geblieben war. Wie es scheint, handelt es sich hier um Entwickelungshemmungen. Die Zahl der Spaltöffnungen auf der Flächeneinheit eines Blattes wird durch unbekannte Wachstumsgesetze bestimmt. Unsere Beobachtungen lehren nun, dass zwischen der Zahl der Anlagen und der Zahl der ausgebildeten Spaltöffnungen ein Missverhältnis besteht. Ein Teil der Anlagen erreicht die Endstufe der Entwickelung nicht. Der Vorgang macht den Eindruck des Unzweckmässigen, besonders dann, wenn selbst die Schliesszellen noch angelegt werden, die Bildung des Spaltes in der Wand aber unterbleibt. Wir werden auf diesen Gegenstand an anderm Orte zurückkommen. Hier sei nur noch hinsichtlich anderer hierher gehörender Vorgänge auf den Abschnitt über die Histologie des Kohlrabi hingewiesen.

Vielleicht treten ähnliche Prozesse, wie die beschriebenen, im inneren Gewebe auf, wo sie nicht von auffallenden Störungen begleitet sind und sich daher dem Auge entziehen.

Vor allem aber ist zu bedenken, dass die grosse Strömung in der Biologie, die sich an den Namen *Darwin* knüpft, die Augen der Beobachter so sehr für das Wahrnehmen des Zweckmässigen geschärft hat, dass sie das Unzweckmässige leicht übersehen. Es dürfte an der Zeit sein, auch diesem mehr den Blick zuzuwenden.

Um nun zu den in der vorliegenden Arbeit behandelten Gegenstän-

den im besonderen überzugehen, sei in aller Kürze folgendes bemerkt.

Im Vordergrunde stehen drei Untersuchungen. Die erste befasst sich mit der Regeneration von Geweben, genauer mit Umbildungen im Gewebe, die sich der Metamorphose der Glieder des Körpers ähnlich verhalten. Wir werden zeigen, dass man spezifische, bestimmten Aufgaben dienende Gewebeformen in ganz verschiedene, andern Leistungen entsprechende, überzuführen vermag und zwar ohne Vermittelung des Cambiums. — Nebenher sei erwähnt, dass nicht nur, wie gewöhnlich, Kork die Epidermis ersetzen, sondern dass auch einmal umgekehrt aus Phellogen die Bildung einer Oberhaut hervorgerufen werden kann.

In der zweiten Untersuchung werden die histologischen Folgen behandelt, welche die Unterdrückung des Geschlechtslebens nach sich zieht. Einfache Operationen ermöglichen, Gewebe in den Zustand übernormaler Ernährung zu versetzen, und dadurch zu eigentümlichen, anomalen Bildungsvorgängen zu veranlassen. Hierbei können Zellenformen entstehen, die in der gewöhnlichen Pflanze nicht vorkommen.

Mit der zweiten hängt die dritte Untersuchung innig zusammen. Ihren Gegenstand bilden die mechanischen Gewebe. Es wird von neuem versucht, die Bedingungen aufzudecken, welche die Erzeugung mechanischer Zellen verursachen. Das wichtigste Ergebnis besteht in dem Nachweise, dass auch hier Korrelationen eine grosse Rolle spielen.

Ausser den genannten Aufgaben werden in kurzen Abschnitten behandelt: Der Zusammenhang zwischen Gestalt und Ernährung, die Bedeutung der Ernährungsbezirke; kompensatorische Vorgänge in der Gewebebildung; die Polarität bestimmter Gewebeformen; Versuche über die künstliche Erzeugung von Knollen u. a.

Allen diesen Gegenständen, die miteinander teils in inniger, teils in loserer Verbindung stehen, liegt, wie schon angedeutet, das Bestreben zu Grunde, auf operativem Wege in die Vorgänge der Gewebebildung und -Differenzierung einzudringen. Daher erschien es zweckentsprechend, sie zusammenhängend in eigener Schrift, nicht als zerstreute Aufsätze in Zeitschriften zu veröffentlichen, ein Vorgehen, das noch durch einen anderen Umstand geboten wurde. Wenn bei physiologischen Untersuchungen überhaupt die Wahl der Objekte ein Punkt von massgebender Bedeutung ist, so gilt dies in besonderem Grade bei einer Arbeit, wie unserer vorliegenden, ja man kann sagen, dass hier das Objekt geradezu entscheidend sei. Die für die Lösung unserer verschiedenen Aufgaben bei weitem wichtigste Pflanze ist der

Kohlrabi, Oberkohlrabi, Brassica oleracea f. gongylodes. Sie gehört, wie bekannt, zu den Knollengewächsen, und zwar hat die Natur die Knolle hier über die Erde verlegt und — ein nicht zu unterschätzender Umstand — in den Grundstock der Pflanze eingeschaltet. Das Organ hat anomalen Bau, sein Gewebe ein ausserordentliches Regenerations-Vermögen und noch weitere Eigenschaften, die es für den Experimentator wertvoll machen.

Als Kohlrabi-Pflanzen an der Blütenbildung gehemmt wurden, bildeten sich an den Achsenstücken unter dem Blütenstande eigentümliche, später näher zu besprechende Anschwellungen der Blattkissen. Die Untersuchung dieser Körper, die alle Eigenschaften echter Tumoren aufweisen, lehrte merkwürdige Bauverhältnisse kennen, besonders fielen an bestimmten Orten im Gewebe von den normalen Gestalten mehr oder wenig abweichende, teilweise seltsame Zellenformen, Idioblasten, auf, die lebhaftes Interesse wachriefen. Waren diese Elemente den Geschwülsten eigene Neubildungen, oder bildeten sie auch einen Bestandteil der normalen Pflanzen? Die Durchsicht der Literatur gab auf diese Frage keine Antwort. Der anatomisch-histologische Bau des Kohlrabi ist seinen gröberen Zügen nach zwar untersucht worden, die feineren Struktur-Verhältnisse sind aber so gut wie unbekannt. Erwog man nun, wie oft und mannigfach ähnliche Probleme auf dem Gebiete der menschlichen Pathologie in der Lehre von den Geschwülsten erörtert worden sind, dachte man ferner an die Verschiedenheit der Beantwortung derselben Fragen hinsichtlich des Baues der Gallen: so schien es sich wohl zu verlohnen, den Vorgängen beim Kohlrabi nachzuforschen, umsomehr, als hier die Ursachen der Tumor-Bildung klarer vor Augen liegen, als in anderen Fällen. — Es wurde also beschlossen, die Gewebe der Pflanzen nach den fraglichen Zellenformen zu durchmustern. Bei dieser Arbeit aber entfaltete sich vor den Augen des Beobachters eine solche Fülle beachtenswerter histologischer Eigenschaften, dass man der Versuchung nicht widerstehen konnte, die Aufgabe zu erweitern und eine nähere Untersuchung des Baues unseres Objektes vorzunehmen. Was sich dabei ergeben, bildet den Inhalt des nachfolgenden ersten Abschnittes der Arbeit, den man als Einleitung zu den folgenden betrachten wolle. Ausdrücklich sei jedoch bemerkt, dass das darin Vorgeführte nichts zu sein beansprucht, als eine Skizze; eine nur einigermassen erschöpfende Darstellung der Histologie des Kohlrabi würde einen stattlichen Band füllen.

Zur normalen Histologie der Kohlrabi-Pflanze.

Wir beginnen unsere Untersuchung mit einer im zweiten Jahre stehenden Pflanze, die ihre Entwickelung fast völlig durchlaufen, ihre Früchte beinahe gereift hat, aber noch frisch und grün ist. An ihrer Achse hat man drei Regionen zu unterscheiden: den Stamm unter der Knolle, diese selbst, — beide im ersten Jahre erzeugt — und den Stammteil über der Knolle, ein Produkt des zweiten Jahres. Es sei zunächst der für uns besonders wichtige letzte Teil ins Auge gefasst.

Der Stammteil über der Knolle.

Das Mark.

Der Bau des Markes in den einzelnen Stämmen ist verschieden. Gewöhnlich gewahrt man auf dem Querschnitt eine grosse innere Zone dünnwandiger und einen peripherischen Ring derbwandiger, mit rundlichen oder spaltenförmigen Tüpfeln reich versehener Zellen. Jene sterben früh ab; ihre Reste können als luftführende Masse erhalten bleiben, oder sie schwinden und es entsteht an ihrem Orte eine grosse Höhle.

Im zweiten Falle bleibt auch das innere Mark länger lebendig. Dann treten einige beachtenswerte Wachstumsvorgänge ein, die wir kurz besprechen wollen.

Oben, dicht unter dem Blütenstande, finden sich die beiden eben angegebenen Regionen von Zellen.

Nicht so einfach ist der Bau weiter unten im Stamme. Entnimmt man ihm auf mittlerer Höhe zwischen Blütenstand und Knolle einen Querschnitt, so gewahrt man in ½—1 mm Entfernung vom Holzkörper Gruppen dickwandiger Zellen, die aus dünnwandigen hervorgegangen sind und noch hervorgehen (Taf. I, Fig. 4). Diese Elemente behalten ihre Grösse bei oder nehmen bei Beginn der Umgestaltung bloss an Umfang zu oder sie wachsen und teilen sich (Taf. I, Fig. 2). Dabei kann

die Form der wachsenden und der durch Teilung entstandenen Elemente erhalten bleiben, aber sich auch in mannigfacher Weise verändern. Besonders häufig werden Auswüchse, gerade oder gebogene Fortsätze gebildet. Schon hier tritt uns die Eigentümlichkeit des Kohlrabi entgegen, idioblastenartige Bildungen zu erzeugen, eine Eigenschaft, der wir in dem normalen Gewebe noch wiederholt begegnen werden und die in dem pathologischen endlich ihren Gipfelpunkt erreicht. — Der Raum für die Vergrösserung der Zellen wird dadurch gewonnen, dass benachbarte auf ihrer Innenseite gelegene dünnwandige zu Grunde gehen und zerdrückt werden. Selten wurde beobachtet, dass Fortsätze in Nachbarzellen hineingewachsen waren, die ihren Umriss behalten hatten. Einen solchen Fall gibt unsere Figur 12 auf Tafel I wieder. Hier ist der Ast eines derbwandigen Elementes in ein angrenzendes zartwandiges gewachsen, etwa in der Art, wie man sie bei Thyllen wahrnimmt.

Sind mit dem Wachstum der Zellen Teilungen verbunden, so können eigentümliche Bilder entstehen. Tritt nur eine neue Wand in einem Element auf, so fällt dies nicht auf, wohl aber, wenn der ersten mehrere weitere folgen und schliesslich eine deutlich umschriebene Gruppe zustande kommt, deren Ursprung man ohne weiteres erkennt. In der schon erwähnten Fig. 2 Taf. 1 ist eine derartige Gruppe dargestellt. Wie man sieht, haben sich die Wände der meisten Zellen verdickt, die anderer aber sind zart geblieben. Auch gewahrt man alsbald, dass die Wände nicht selten unter spitzem Winkel angesetzt sind, das Prinzip der rechtwinkligen Scheidung also nicht immer befolgt wird. Dazu kommt ferner, dass die Teilzellen sehr ungleiche Grösse haben.

Nicht unbeachtet haben wir endlich zu lassen, dass die derbwandigen Zellen da, wo sie an Intercellular-Räume grenzen, Wandauswüchse bilden, die hier zwar nur geringen Umfang erreichen, dafür aber sehr dicht stehen. Man vergleiche die Figuren 8 und 16 auf Taf. I, jene die Querschnitts-, diese die Flächenansicht eines solchen Wandstückes darstellend. Was die nähere Beschreibung dieser Bildungen anlangt, so sei auf den Abschnitt über das Rinden-Parenchym der Knolle verwiesen. In diesem treten sie, wie überhaupt in der Rinde, grösser und gestaltenreicher auf und gestatten daher eine genauere Untersuchung.

Wenden wir uns nun von der eben erörterten zur nächsttieferen Region des Stammes, so zeigt sich, dass die Gruppen derbwandiger Zellen parallel zur Stammoberfläche an Umfang zunehmen, und dass so nach und nach ein ganz oder fast geschlossener Ring solcher Elemente her-

gestellt wird. Ein Blick lehrt ferner, dass zahlreiche innerhalb des Ringes liegende zartwandige Zellen absterben und ihre Wände bräunen, ein Vorgang, der sich auch auf manche einzeln oder in kleinen Gruppen liegende derbwandige Elemente ausdehnt.

Auf noch tieferer Strecke des Stammes, etwa 25 cm über der Knolle und weiter abwärts, bietet der Querschnitt ein neues Bild. Es tritt nunmehr in den der Innenseite des Ringes angrenzenden lebendigen Zellen ein Bildungsgewebe auf, das nach aussen und innen tätig ist. Die nach aussen erzeugten Elemente sind in Reihen geordnet, haben bald regelmässig tafelförmige, bald mehr oder weniger davon abweichende Gestalt (Taf. I, Fig. 15p). Ihre tangentialen Wände — das Wort tangential hier in weiterem Sinne genommen — sind gerade oder etwas gebogen und nicht selten unter spitzem Winkel angesetzt. Auf dem Längenschnitte sieht man, dass diese Zellen gerade Querwände und isodiametrische Gestalt haben, oder dass ihr Längendurchmesser nur wenig überwiegt; sie sind also parenchymatischer Natur. Ihre Wände verdicken sich ringsum gleichartig und nicht unbeträchtlich; sie bilden zahlreiche, meist in kleinen Gruppen zusammengeordnete Tüpfel von rundlicher oder spaltenförmiger Gestalt. — Auf seiner inneren Seite bringt das Meristem Kork hervor, dessen Natur sich schon aus seiner dunkeln Farbe ergibt. Seine ältesten, dem Stammmittelpunkt zugewandten Elemente vergrössern sich meist erheblich; die darauf folgenden bleiben kleiner und nehmen die Form gewöhnlicher Korkzellen an (Fig. 15 bei k). Behandelt man einen Querschnitt mit Chlorzinkjod, so färben sich die auf der Aussenseite des Meristems erzeugten Elemente gelb; sie sind verholzt; die nach innen gebildeten dagegen nehmen tiefbraune Farbe an, ihrer Korknatur entsprechend. Zusatz von Phloroglucin ruft bei jenen die bekannte rote Färbung hervor.

Eine rasche Betrachtung des beschriebenen Querschnittes könnte leicht die Meinung hervorrufen, der Stamm habe zwei Holzkörper, den normalen äusseren und einen zweiten inneren, nachträglich im Marke entstandenen. Die nähere Untersuchung aber lehrt, dass hier kein innerer Holzkörper mit Cambium vorliegt, sondern ein Phellogen, das nach innen Kork, nach aussen derbwandiges Phelloderm bildet. Dass diese Deutung richtig ist, folgt nicht nur aus dem schon über die Gewebe Angeführten, sondern vor allem noch aus der Vergleichung mit dem normalen Phellogen und seinen Produkten am Umfange des alten zweijährigen Stammteiles (Taf. I, Fig. 7). Auch dieses bildet, nun aber in normaler Ord-

nung, nach aussen Kork, nach innen Phelloderm, das mit dem des Markes zunächst in den Reaktionen, sodann darin übereinstimmt, dass in seinen, auch in radialen Reihen geordneten Zellen nicht selten Wände mit ungewöhnlichem Verlaufe vorkommen. Es weicht nur dadurch ab, dass seine Elemente kleiner sind und teils dünnwandig bleiben, teils aber dickwandiger werden, als die des Markes.

Der Stamm unserer Pflanze ist also in der angegebenen Region mit drei Meristemen ausgestattet: dem in normaler Weise Holz und Bast bildenden Cambium; einem äusseren Phellogen, das nach aussen Kork, nach innen teils dünn-, teils dickwandiges Phelloderm erzeugt, und einem inneren Phellogen, dessen Kork nach innen, dessen gleichmässig derbwandiges Phelloderm nach aussen gewandt ist.

Soweit uns die Litteratur bekannt, hat man den eben beschriebenen Bau des Kohlrabistammes bisher nicht beobachtet, wohl aber, dass andere Brassica-Formen im stande sind, im Marke einen anomalen Holzkörper hervorzubringen. Nach *Beijerinck*[1]) können die dicken Stengel gewisser Kohlsorten, z. B. die des Kohlkopfes, wenn im Innern des Markes durch Risse eine Höhlung entstanden ist, um diese herum in dem erhaltenen Gewebe einen Cambium-Ring bilden, der sekundäres Holz und sekundäre Rinde erzeugt, jenes nach aussen, dieses nach innen, der Höhlung zu. In ihr fand er fusslange Wurzeln, die aus dem sie umgebenden Gewebe hervorgegangen waren.

Der von *Beijerinck* beobachtete Holzkörper entstand, wie angegeben, um eine sekundär gebildete Höhlung, also unter einer Oberfläche. Gestützt auf die sonst gemachten Erfahrungen darf man annehmen, dass diese sowohl für das Auftreten des Cambiums, als für die Orientierung seiner Produkte, des Holzes und Bastes, von Bedeutung war. — Das innere Phellogen des Kohlrabistammes dagegen bildet sich allmählich im geschlossenen Gewebe, nicht um eine Höhle. Die Markzellen, an deren Grenze es auftritt, sind zwar inhaltsarm, aber in der Hauptsache noch lebendig. Einzelne Gruppen sterben zwar ab, und hinter ihnen entsteht, wie wir gesehen, leicht Phellogen, aber im ganzen ist sein Auftreten nicht an tote Zellen gebunden. Hat sich der Korkring geschlossen, dann ist die Stoffwanderung vom äusseren zum inneren Markgewebe aufgehoben, aber die Elemente des letzteren stehen nach oben und unten mit lebendigem Gewebe in Verbindung und können

1) *Beijerinck, M. W.*, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886. S. 11.

von da aus ernährt werden. Will man die Theorie der Oberflächenwirkung auf die Bildung des Cambiums auch unserem Phellogen gegenüber aufrecht halten, dann muss man annehmen, dass die inneren Markzellen in einem bestimmten Alter langsam absterben, ein Vorgang, der zwar äusserlich zunächst nicht immer sichtbar wäre, dessen Einfluss sich aber schon bald auf die umgebenden gesunden Zellen erstreckte und sie zur Korkbildung veranlasste. Ob diese Annahme richtig ist, mag einstweilen dahingestellt bleiben. Die Tatsache, dass der Korkbildung das Auftreten derbwandiger Zellen in derselben Zone voraufgeht, scheint darauf hinzuweisen, dass hier Vorgänge anderer Art stattfinden, als die eben angedeuteten.

Von besonderem Interesse ist das meist stark entwickelte Phelloderm im Marke, seiner Ausbildung nach gewöhnlich ungleich bedeutender, als das der Rinde. Welche Aufgabe kommt ihm zu? Handelte es sich um die Trennung des gesunden Gewebes vom absterbenden, so reichte dazu der Kork völlig aus, hier ebenso, wie in anderen Fällen. Wozu also das Phelloderma mit seinen verdickten, kunstvoll gebauten, reich getüpfelten Häuten? Den Aufgaben der Festigung des Systems und der Wasserspeicherung — Dinge, an die man zunächst denken möchte, ist in Stamm und Knolle im reichsten Masse entsprochen. Soviel man auch sinnt, es ist nicht zu ersehen, wozu dieses Gewebe dienen könnte. Und dazu kommt noch die Erwägung, dass der ganze Aufwand zu seinem Baue kurz vor dem Verfall der Pflanze geschieht. Offenbar handelt es sich hier um eines der in der Einleitung erwähnten Vorkommen, wo gesetzmässig ein zweckloses Gewebe erzeugt wird. Höchst wahrscheinlich ist das Verhältnis von der Art, dass, wenn unsere Pflanze Kork bildet, sie auch korrelativ Phelloderm erzeugen muss, gleichviel, ob dieses nützlich ist oder nicht. Nehmen wir nun an, dass im Marke der angegebenen Stamm-Region das gesunde äussere vom krankhaften inneren Gewebe durch Kork abgegrenzt werde, so wäre damit zugleich die Entstehung des Phelloderms und weiter die Orientierung der Gewebe gegeben. — Vielleicht liegt in dem von *Beijerinck* beobachteten Auftreten eines inneren Holzkörpers eine ähnliche innere Beziehung vor.

Soviel über die angegebene Region des Markes. Weiter unten, in einiger Entfernung von der Knolle, treten in seinem inneren Teile konzentrische Bündel auf, die die Fortsetzung der anomalen Stränge des Knollenmarkes bilden, ihnen im Baue gleichen und daher erst im Zusammenhange mit jenen besprochen werden sollen. Hier sei nur

noch erwähnt, dass sie bis zu wechselnder Höhe, die 10 cm und selbst noch mehr betragen kann, hinaufreichen, und dass sie Seitenglieder abgeben, die sich, wie in der Knolle, jedesmal über den Blättern an den normalen Holzkörper ansetzen.

Die Rinde.

Wir wenden uns nunmehr zur Betrachtung der Rinde. Auf die Epidermis folgt eine Zellenschicht mit collenchymatisch verdickten Wänden, die aber unter den Spaltöffnungen unterbrochen und durch zartwandiges, chlorophyllhaltiges Gewebe ersetzt ist. Die nächste, vier bis fünf, höchstens sechs Lagen starke Schicht bildet eine Art Schwamm-Parenchym, dessen Elemente auf dem Querschnitt rundlichen oder tangential verlängerten Umriss zeigen, auf dem Längenschnitt etwa doppelt so grossen Durchmesser haben. Ihre Wände sind dünn, der Inhalt ist reich an Chlorophyll-Körpern. — An diese Zone schliesst sich ein drei bis vier Lagen mächtiges collenchymatisches Gewebe, dessen Wandverdickung vor den Gefässbündeln stärker ist, als an den dazwischen gelegenen Orten, und das sich von dem Schwamm-Parenchym meist nicht scharf absetzt. Hier und da kommt es vor, dass das ganze grüne Gewebe von einer collenchymatischen Zellengruppe durchsetzt wird, die dann bis zur Oberhaut reicht. Die einzelne Collenchym-Zelle hat einen grösseren tangentialen als radialen Durchmesser und eine Länge, die die tangentiale Breite beträchtlich übertrifft. Die Tüpfelung der Wände ist sehr charakteristisch. — Vor den Bündeln grenzt das Collenchym an die Stärkescheide, auf die alsbald der Hartbast folgt. Zwischen den Bündeln geht das Collenchym in das Gewebe der inneren Rinde über, deren Elemente dünnwandig und kurz sind, wie die der Stärkescheide. Gleich diesen führen sie reichlich Stärke.

Nicht zu übersehen ist, dass das Collenchym in der Nähe der Ansatzstellen der Blätter umfangreicher wird, als an den übrigen Orten, und dass dicht unter den Blattbasen an Stelle des Schwamm-Parenchyms Collenchym auftritt, ein Verhältnis, dessen mechanische Bedeutung alsbald einleuchtet.

Die Eigentümlichkeiten im Bau der Collenchymzellen, besonders ihre Tüpfelung, treten in der Knolle deutlicher hervor, als am Stengel und sollen daher erst bei Besprechung der Knollenrinde erörtert werden.

Der Holzkörper.

Hier dürfen wir uns auf Andeutungen beschränken. Die primären

Gefässbündel bilden in der Markkrone mehr oder weniger weit vorspringende schmale Gewebestreifen, die am Umfange gewöhnlich aus langen, derbwandigen, verholzten, von echten Holzzellen nicht zu unterscheidenden Elementen, innen dagegen aus zartwandigen, ebenfalls langen Zellen bestehen, zwischen denen die zuerst entstandenen Gefässe liegen. Im jungen Sprosse, wo die äusseren Elemente noch zartwandig sind, und auch an alten Teilen, in denen, was oft vorkommt, die äusseren Zellen der Streifen nicht verholzten, kann es scheinen, als ob diese innere Siebteile bildeten, die Stränge also bicollateral wären. Der Schein kann um so leichter dann entstehen, wenn der Querschnitt die engen, weit abgerollten primären Gefässe nicht erkennen lässt oder sie nur im äusseren Teile führt. Aber es handelt sich in der Tat nur um einen Schein, da in dem zarten Gewebe Siebröhren und die verwandten Elemente niemals nachgewiesen werden konnten, so sehr auch darnach gesucht wurde.

Der Holzkörper hat normalen Bau. Die Markstrahlen sind in der Regel drei bis fünf Zellenlagen breit, die breiteren aus stehenden und liegenden Elementen zusammengesetzt. Der Holzteil besteht aus sekundären Gefässen, Tracheiden, Holzzellen, die die Hauptmasse des Körpers bilden, und den verhältnismässig nicht häufigen Holzparenchymzellen. Alle diese Elemente weisen keine besonderen Eigenschaften auf. Sie wurden sowohl auf den verschiedenen Schnitten, als einzeln im macerierten Zustande untersucht: stets beobachtete man Formen, die den normalen entsprachen, abgesehen davon, dass die Holzzellen verhältnismässig reichlich mit kleinen spaltenförmig behöften Tüpfeln versehen sind und daher oft die Entscheidung schwer wird, ob man eine Tracheide oder Libriformzelle vor sich habe. — Damit gelangen wir zum Baste. Wie gewöhnlich ist er aus zwei Teilen zusammengesetzt, dem Weich- und Hartbaste, die allmählich in einander übergehen und somit eine Einheit darstellen. Der Weichbast besteht aus den bekannten Gewebeformen, welche sämtlich sehr kleinzellig sind. Der Hartbast hat anfangs den Bau des Collenchyms. Durch Umwandlung der inneren Wand-Lamellen bildet sich daraus allmählich und von aussen nach innen fortschreitend der Hartbast, ein Vorgang, der für andere Fälle von *Schwendener*[1]), *Haberlandt*[2]) und *Ambronn*[3]) eingehend beschrieben worden

1) *Schwendener, S.*, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874, S. 5.

2) *Haberlandt, G.*, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. Leipzig 1879, S. 51 ff.

3) *Ambronn, H.*, Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen

und an unserer Pflanze unschwer zu verfolgen ist.

Wie Reaktionen lehren, behalten die Bastzellen lange Zeit Zellulose-Natur; erst in alten Stammteilen können sie verholzen. Sie haben ungleiche, teilweise sehr bedeutende Länge, übrigens die Gestalt normaler Bastzellen. An der Grenze der Rinde weisen sie in der Regel kleine zahnförmige Fortsätze auf, deren Entfernung der Höhe der angrenzenden Parenchymzellen entspricht (Taf. II, Fig. 5, 16).

Die Zellen der Uebergangszone zwischen Hart- und Weichbast zeigen ebenfalls collenchymatischen Bau; ihre Wände sind von sehr ungleicher Dicke und dabei mannigfach verbogen. Es schien, als könnten auch die älteren Siebröhren und verwandten Elemente sich in derselben Weise collenchymatisch gestalten.

Nicht übergehen wollen wir, dass die Umgestaltung der Collenchymzellen in Hartbast auch in älteren Stammteilen gänzlich unterbleiben oder sich auf die äussersten Elemente beschränken kann. Der Umriss des Bündels auf der Rindenseite ist sehr verschieden; bald hat es gleichförmig konvexe Form, bald bildet es gerade oder gebogene, mehr oder minder weit in die Rinde vorspringende Streifen. Nicht selten beobachtet man auch in der inneren Rinde isolierte, wie versprengt aussehende Bastzellengruppen.

Der Stammteil unter der Knolle.

Bevor wir zur Knolle übergehen, werfen wir noch einen raschen Blick auf den unter ihr stehenden ältesten Stammteil, der in der Folge manchmal kurz als der Träger bezeichnet werden wird. Sein Mark, dem geringeren Stammumfange entsprechend beträchtlich kleiner, als das der oberen Region, besteht fast ganz aus derbwandigen, isodiametrischen Zellen, gestaltet wie die in Figur 4, Taf. I dargestellten; nur einige Gruppen, hauptsächlich der Mitte angehörend, bleiben auch im zweiten Jahre noch dünnwandig. In älteren Stämmen werden alle Elemente derbwandig.

Die Rinde ist im wesentlichen so zusammengesetzt, wie im oberen Teile, doch zeigt sie beachtenswerte Vorgänge, die dort zwar auch, jedoch beträchtlich seltener, vorkommen. Erstens bilden sich einzelne Parenchymzellen zu derbwandigen Formen um, deren Wände verholzen und eigentümliche netz- oder bandförmige Wandverdickung erfahren

---

Eigenschaften des Collenchyms. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, herausgegeben von Pringsheim. XII. Bd. Berlin 1879—1881. S. 487 ff.

(Taf. I, Fig. 10.) Zweitens verwandeln sich Elemente des äusseren Collenchyms in Sklerenchym; ja, dieser Vorgang kann sich über ganze Zellengruppen erstrecken. (Taf. I, Fig. 21 und 26.) Wichtig ist dabei, dass die sich umgestaltenden Elemente häufig wachsen und dabei Fortsätze erzeugen (Fig. 21), so dass eigentümliche Gestalten entstehen, die wir bei der Knolle genauer erörtern werden.

Wie früher schon angedeutet, bildet der alte Stammteil Periderm. Das Phellogen tritt in der unter der Epidermis gelegenen Zellenschicht auf und erzeugt nach aussen in gewohnter Weise Kork, nach innen Phelloderm. Dieses kann zart- oder derbwandig sein (Taf. I, Fig. 7). Eine bestimmte Ordnung in der Aufeinanderfolge der beiden Formen wurde nicht beobachtet. Das derbwandige weist die Eigenschaften des im Marke vorkommenden auf, nur ist es kleinzelliger als jenes.

Am meisten weicht der alte Stammteil durch seinen Holzkörper ab. Dieser hat zwei Jahresringe und ist ungleich fester und geschlossener gebaut als der der jüngeren Region. Seine Markstrahlen sind schmal, meistens nur eine bis drei Zellenlagen breit. Die primären Teile der Gefässbündel ragen nur wenig in das Mark vor, so dass die Grenzlinie zwischen Holzkörper und Mark fast gleichförmig verläuft.

Um eine Vorstellung von der Grösse der Gefässe zu erhalten, wurde die Länge von 50 mazerierten Elementen aus einem Stamme und von 20 aus einem anderen bestimmt. Jene massen im Durchschnitt 190 μ, diese 170 μ. Beide stimmten also fast völlig überein. Das längste von diesen Gefässen hatte eine Länge von 370 μ, das kürzeste eine solche von 70 μ. — Von 50 Elementen wurde ferner der Querdurchmesser festgestellt. — Er betrug im Mittel 45 μ, in dem weitesten Element 64 μ, im engsten 21 μ.

Diesen für die Gefässe bestimmten Zahlen seien noch die der Holzzellen beigefügt, von denen 40 Elemente gemessen wurden. Ihre mittlere Länge war 460 μ, also fast 500 μ, das längste mass 900 μ, das kürzeste 300 μ.

Wir werden sehen, dass die Holzzellen im normalen Holzkörper der Knolle kürzer, und dass die Gefässe nicht nur kürzer, sondern auch enger sind, als die des unteren Stammteiles.

Die Knolle.

Der Einfachheit halber beginnen wir mit der Untersuchung der Knolle des ersten Jahres und lassen erst dann die des alten Organes folgen.

Das Mark.

Wie bekannt, ist das umfangreiche Mark der Knolle mit einem Netze von konzentrischen Bündeln versehen. Die ersten Angaben darüber finden sich in einer Arbeit *Weiss*' [1]). Hier wird die Form des Netzes, sein Zusammenhang mit dem allgemeinen Holzkörper, ferner der konzentrische Bau der Stränge im wesentlichen richtig beschrieben. Seiner Auffassung aber, dass diese Bündel nicht stammeigen seien, vermögen wir uns nicht anzuschliessen.

Die nächste, eingehendere Besprechung unsres Körpers liefern *Lund* und *Kjaerskou* [2]), wie es scheint, ohne Kenntnis der *Weiss*'schen Arbeit. Sie gehen auf den Bau der Rinde, des Holzkörpers und Markes ein und erläutern ihren Text durch Figuren, die teilweise halbschematisch gehalten sind. So gibt Fig. 4 auf Taf. IV eine Andeutung des Markquerschnittes mit dem Strangnetze, Taf. V, Fig. 1 den Durchschnitt und Taf. IV, Fig. 6 einen Teil des Längenschnittes eines grossen Markbündels wieder.

Weder in der einen noch in der andern Arbeit wird soweit ins Histologische eingedrungen, als unsere Untersuchung es erfordert.

Wir betrachten zunächst das Markbündel. Seine Mitte wird von einer Gruppe langer, enger, unregelmässig collenchymatisch gestalteter Zellen eingenommen. An sie schliessen sich in kleinen Strängen ringsum die Elemente des Weichbastes; in grossen verlaufen zwischen Gruppen dieser Elemente radial gerichtete Strahlen zartwandiger Zellen. Hierauf folgt ein Ring von Cambium-Zellen, der an grössern Körpern sofort auffällt, an den kleinen oft nur angedeutet ist und daher übersehen werden kann. Daran reihen sich Gefässe, bald einzeln, bald in Gruppen liegend. In grösseren Strängen ordnen sich die einzelnen Gefässe oder deren Gruppen rings um den Körper, in kleineren nehmen sie nur eine Seite ein, den kleinsten fehlen sie auch ganz. Das Querschnittsbild des Stranges ist hiernach sehr verschieden.

Die primären Gefässe haben schraubige oder ringförmige, die fol-

---

1) *Weiss, J. E.*, Das markständige Gefässbündelsystem einiger Dicotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren. Botanisches Centralblatt. Bd. XV. Cassel 1883. S. 280 ff.

2) *Lund, S.*, og *Kjaerskou, H.*, Morfologish-anatomisk Beskrivelse af Brassica oleracea L., B. campestris (L.) og B. Napus (L,) (Havekaal, Rybs og Raps) Botanisk Tidsskrift givet af den Botaniske Forening i Kjobenhavn. Kjobenhavn 1886. S. 1 ff.

genden leiter- oder netzartige Wandverdickung, die grossen, am spätesten entstandenen, spaltenförmige einfache oder behöfte Tüpfel. Sie sind kurz; die mittlere Länge von 115 Elementen betrug 70 μ; das längste mass 140, das kürzeste 40 μ. Ihre Gestalt ist ungleich, die einen sind gerade, die andern gebogen (Taf. I, Fig. 13, 20, 27).

Das Bündelnetz ist sehr unregelmässig gebaut; seine Maschen sind ungleich weit und die Stränge verlaufen in allen Richtungen. In ihren längern geraden Zügen haben die Gefässe gewöhnlich grössere, auf den kurzen gebogenen Strecken geringere Länge. Doch gilt diese Regel nicht streng; häufig beobachtet man am Umfange der geraden Züge mannigfach gewundene, aus kurzen Gliedern bestehende, Gefässreihen, ja der Querschnitt des Bündels weist selbst senkrecht zur Längenachse verlaufende Ringe von Gefässreihen auf. Dazu kommen noch knäuelförmige Gefässmassen von sehr verwickeltem Bau.

Um von der Gestalt des Bündelnetzes ein ungefähres Bild zu gewinnen, wurden aus einer kleinen Knolle, deren Stränge schon reichlich mit Gefässen versehen waren, mediane Gewebeplatten von etwa 1,5 mm Dicke geschnitten und mit Kali-Lösung aufgehellt. Mit Hülfe einer Pause stellte man eine Skizze her, die die Gestalt des Netzes annähernd wiedergibt (Taf. III, Fig. 18). Die in der Ebene dargestellte Figur entspricht also der angegebenen Schnittdicke. Wie man sieht, ist das Netz im ganzen unregelmässig, doch lassen sich einige stärkere Bündelzüge verfolgen, die von unten nach oben ungefähr in der Richtung orthogonaler Trajektorien verlaufen. Der Form dieser Knolle entsprechend, verjüngt sich das Netz nach unten allmählich und endet in einiger Entfernung von dem unteren Stammstücke, dessen Mark, wie erwähnt, bündelfrei ist. Vom untersten Ende des Netzes zweigen sich keine Bündel nach dem normalen Holzkörper ab, erst in höherer Region, 10, 12 und noch mehr mm über dem Netzende bilden sich die ersten derartigen Verbindungen, die von da an, dem Wachstum des Körpers entsprechend, beständig zunehmen. Die ersten dieser Bündelzweige, und in der Hauptsache wohl auch die folgenden, setzen sich an den Holzkörper in geringer Entfernung über einer eintretenden Blattspur an. Nach dem Scheitel der Knolle hin wird das Netz ausserordentlich engmaschig; in der Zeichnung konnte dieser Teil daher nur ganz schematisch angedeutet werden.

Die Bündel dieses Netzes nun hält *Weiss*, der ihren Verlauf in der Hauptsache richtig beschrieben, für Blattspurstränge und spricht

dem Marke die stammeigenen Bündel ab. Dieselbe Ansicht hegt er hinsichtlich anderer markständiger Stränge, der der Melastomeen und anderer Arten. Dass die Bündel dieser Familie aber endogener Natur und dem Marke eigen sind, wurde bestimmt nachgewiesen[1]) und wir glauben, dass es sich mit den des Kohlrabi ebenso verhält.

Die Entscheidung dieser Frage ist nur durch Untersuchung der Entwickelungsgeschichte möglich, die von *Weiss* nicht ausgeführt wurde. Sie anzustellen, lag nicht im Plane unserer Arbeit, doch dürfen wir aus gelegentlich gemachten Beobachtungen schliessen, dass die Entstehung der Markbündel ähnlich verläuft, wie bei den Melastomeen. Gegen die Deutung *Weiss'* spricht ferner erstens, dass das Netz unten blind endigt und in seinem untern Teile mit den Blattspursträngen nicht in Verbindung steht; zweitens, dass die jungen Markbündel in der Nähe des Scheitels keine Gefässe besitzen, die sonst allgemein und auch bei den eigentlichen Blattspurbündeln unserer Pflanze sehr früh auftreten.

Nach dieser kleinen Abschweifung über die morphologische Natur der Markbündel nehmen wir unsere Untersuchung wieder auf.

Das Verhalten des unteren Netzteiles wurde sowohl durch Untersuchung von Längen-, als auch von successiven Querschnitten festgestellt. Beide ergaben folgendes. Die Markzone des oberen Träger- und des unteren Knollenteiles besteht aus gleichartigen, zartwandigen, mit wasserhellem Inhalt versehenen Parenchymzellen. In etwas höherer Region wird ein Unterschied zwischen einer zentralen und einer peripherischen Zone sichtbar. Diese behält die Beschaffenheit des unteren Gewebes bei, jene wird kleinzelliger und inhaltsreicher, besonders nimmt man darin kleine Stärkekörner wahr. Auf noch etwas höherer Strecke treten in der inneren Zone einzeln oder in kleinen Gruppen derbwandige Zellen auf, deren Wände reich mit rundlichen oder spaltenförmigen Tüpfeln versehen sind (Taf. II, Fig. 39). Diese Elemente darf man als die Vorläufer der Bündel bezeichnen, die entweder unmittelbar oder, was am meisten beobachtet wurde, erst nach nochmaligem Auftreten von zartwandigen Zellen auf sie folgen. In der Region des damit beginnenden unteren Netzteiles tritt der Unterschied zwischen dem inneren und äusseren Markgewebe sehr deutlich hervor. Er bleibt auch in den

1) *Vöchting, H.*, Der Bau und die Entwicklung des Stammes der Melastomeen. Botanische Abhandlungen, herausgegeben von Hanstein. Dritter Band, erstes Heft. Bonn, 1875. S. 32 ff.

obern Teilen des Markes erhalten, fällt aber hier sehr ungleich stark ins Auge, da die Knollen in diesem Punkte grosse individuelle Verschiedenheiten aufweisen. Bei den einen wird die peripherische Zone über der untern Region bald so schmal, dass man sie nur bei genauer Untersuchung gewahrt; bei andern erhält sie einen radialen Durchmesser von 3 mm, bei wieder andern wird sie 5—6 mm breit, ja sie kann eine Stärke von 12 und mehr mm erlangen. Ein Beispiel solcher Art sei hier angeführt. Die Knolle hat einen Durchmesser von 5,6 cm, also einen Radius von 28 mm. Davon kommen 1,6—2 mm auf die primäre Rinde und den Holzkörper bis an seine innere Grenze. Nun folgt die peripherische Markzone mit 11—12 mm und darauf die innere mit 15 mm radialer Stärke. In dieser Knolle war auch die untere wasserhelle Mark-Region entsprechend kräftig entwickelt. Sie bot zudem eine sonst nicht beobachtete Ausnahme: zwischen einem der untern Bündel des Netzes und einem Strange des Holzkörpers am oberen Ende des Trägers war eine Verbindung hergestellt. Die innere Markmasse allein nun enthält die verwickelte Figur des Bündelnetzes; durch die äussere Zone verlaufen nur die Abzweigungen, die es nach dem allgemeinen Holzkörper abgibt.

Von besonderer Mächtigkeit ist die untere bündelfreie Markzone in den kleinen Seitenknollen, welche nicht selten an Knollen als Folge von Wachstumsstörungen auftreten (Taf. I, Fig. 36). Sie setzt sich dazu noch hoch an den Seiten ringsum fort, so dass sie im Bilde wie eine Schale erscheint, in der das Bündelnetz ruht.

Hierbei sei erwähnt, dass an einer längeren, übrigens der abgebildeten ähnlichen Seitenknolle, die geneigte Stellung an der Achse hatte, eine auffallend einseitige Lage des Markbündelnetzes beobachtet wurde. Es nahm fast nur die untere Hälfte der Knolle ein; die bündelfreie Zone war unten sehr schmal, oben dagegen so breit, dass sie mehr als ein Drittel des Durchmessers bildete. Ob diese Abweichung auf der Wirkung äusserer Bedingungen beruht, mit der Orientierung des Organes zusammenhängt, wurde bisher nicht untersucht. Andere in ähnlicher Lage entstandene Seitenknollen hatten normal gelagerte Bündelnetze.

Ausser der beschriebenen beobachtet man im Marke mancher Knollen noch eine weitere Differenzierung: es zerfällt die innere bündelführende Masse noch einmal in zwei allerdings nicht scharf geschiedene Zonen, eine peripherische mit zahlreichen kleinen und eine zentrale mit

einer geringeren Zahl von Bündeln, die aber etwas grösser sind. In einzelnen Fällen ist dieser Unterschied sehr deutlich ausgesprochen, in andern — und diese bildeten die Mehrzahl — gewahrt man ihn nur bei näherer Besichtigung oder gar nicht.

Nachdem die im Vorstehenden mitgeteilten Tatsachen festgestellt waren, wurde der Versuch gemacht, ein Bild von der Zahl der Bündel auf der Flächeneinheit des Querschnittes zu gewinnen. Aus naheliegenden Gründen versteht es sich von selbst, dass hier von vornherein auf Genauigkeit verzichtet werden musste, dass es sich nur um annähernd richtige Werte handeln konnte. — Es wurden dünne Querschnitte von genügender Grösse hergestellt, bei schwacher Vergrösserung mit der Camera gezeichnet und dann durch einfache Messung und Berechnung die Grösse des Markquerschnittes bestimmt, auf den 1 Bündel kam. Gezählt wurden nur die quer und schräg durchschnittenen Stränge, nicht aber die horizontal verlaufenden Verbindungen zwischen ihnen. Aus der Beobachtungsreihe seien einige Beispiele angeführt.

1. Das Mark hat eine äussere, nur mit den Verbindungssträngen versehene Zone von 3 mm radialem Durchmesser. In der inneren Region ist der Rand mit kleinen Strängen sehr schmal und daher zum folgenden Gewebe zu zählen. Gemessen wurde eine Fläche von 302 qmm, auf die 39 Bündel kamen; zu 1 Strange gehörte also im Durchschnitt ein Areal von 7,7 qmm.

2. Beispiel, dem vorigen ähnlich, aber mit einer nur annähernd 2 mm breiten äussern Markzone. Hier betrug die abgemessene Fläche 160 qmm, die von 38 Bündeln eingenommen wurde; auf 4,2 qmm kam also 1 Strang.

3. Beispiel. Die helle Umfangszone des Markes hat hier wieder 3 mm Durchmesser, auch ist der Bau der inneren Mark-Region wie im 1. Beispiel, abgesehen von der geringern Bündelzahl. Man mass eine Fläche von 272 qmm ab, der 33 Stränge angehörten; auf je 8,2 qmm war also ein Bündel vorhanden.

4. Beispiel. Das Mark verhält sich am Umfange wie das zweite. Die peripherische Zone des Teiles mit dem Bündelnetze ist von der innern wenig verschieden. Gemessen wird eine Fläche von 230 qmm. Auf ihr finden sich 62 Bündel; zu jedem einzelnen Strange gehört also ein Areal von 3,7 qmm.

5. Beispiel. Hier hat das helle Gewebe des Umfangs wieder 3 mm Breite. In der nun folgenden bündelreichen Region ist der Unter-

schied zwischen der äussern und innern Zone sehr beträchtlich. Auf jener finden sich auf einer Fläche von 108 qmm 54 Bündel, auf 2 qmm also je 1 Bündel, auf dieser zählt man auf einem Areal von 196 qmm 30 Stränge, auf je 6,5 qmm 1 Bündel. Dort liegen die Bündel also etwa 3mal so dicht, als hier.

Weitere Beispiele sollen nicht aufgezählt werden. Aus den angeführten geht klar hervor, dass die Knollen einer Rasse in der Zahl der Markbündel auf einem Querschnitt nicht unbeträchtlich verschieden sind. Sie deuten ferner darauf hin, dass jedem Strange ein Areal entspricht, dessen Grösse vermutlich zwischen den von uns beobachteten Grenzen liegt. Nehmen wir an, dass die Fläche von 6 qmm den Mittelwert bilde, auf den 1 Bündel kommt, so lässt sich die Summe der Stränge auf dem ganzen Markquerschnitte leicht berechnen. Ist der Radius des Markteiles, dem das Bündelnetz angehört, 25 mm lang, so kommen auf den ganzen Querschnitt 327, also wenigstens 300 Stränge. Es ist aber nicht zu bezweifeln, dass diese Zahl oft überschritten wird.

Erinnern wir uns nun, dass der mittlere Durchmesser des einzelnen Stranges annähernd 0,5 mm beträgt, so ergibt sich aus allem ein ungefähres Bild des merkwürdigen Bündelnetzes im Marke der Kohlrabiknolle.

Den bisher beschriebenen Bau des Markes beobachtet man im ersten Jahre, auch noch im Frühjahr des zweiten, wenn keine Wachstumsstörungen eintreten. Dann aber, zur Zeit des raschen Blühens und Fruchtens, beginnen Veränderungen, auf die wir noch einen Blick zu werfen haben.

In dem bisher geschlossenen Parenchym, das das Bündelnetz umgibt, entstehen durch örtliches Absterben und damit verbundene Risse Höhlen von wechselndem, oft beträchtlichem Umfange. Gewöhnlich sind sie in ihrer grösseren Fläche von einer Schicht toter kollabierter Zellen ausgekleidet. Daneben sieht man überall das lebendige Gewebe von Streifen durchsetzt, die aus den Wänden abgestorbener Elemente bestehen. Den bleibenden lebendigen Teil des Parenchyms bilden erstens dünnwandige Zellen, die ihre ursprüngliche Grösse und Gestalt bewahrt haben, zweitens aus zartwandigen hervorgegangene, derbwandige Elemente, wie wir sie im Marke des Stammes über der Knolle fanden. Wie dort, nehmen sie hier an Umfang zu und können sich teilen; ihre Wände erhalten reiche Tüpfelung. Sie bilden kleine oder grössere Gruppen, nicht selten umfangreiche Massen. In ihrem Wachs-

tum liegt vielleicht der Grund für das Absterben eines Teiles der dünnwandigen Nachbarn; die Streifen toter, zusammengedrückter Zellen zwischen den Massen teilweise grosser Elemente legt diese Annahme nahe. — Wie früher angegeben, bilden manche unter den derbwandigen Zellen im Marke des oberen Sprossteiles Auswüchse und Fortsätze. Dasselbe Verhalten beobachten wir an zahlreichen Elementen des Knollenmarkes, doch ist hier die Erscheinung noch auffallender, als dort. Einige Beispiele solcher Zellen sind in den Figuren 5, 6, 9, 11, 17, Taf. I wiedergegeben. Man erhält den Eindruck, als ob das Elementarorgan bestrebt sei, sich selbständig zu machen, sich im Verbande unabhängig zu gestalten. Diese Dinge sind wichtig für das Verständnis der Vorgänge, die uns später beschäftigen werden.

Besonderes Interesse gewähren die Auskleidungen der Höhlen. Ihrem grössern Teile nach bestehen sie, wie erwähnt, aus toten kollabierten Zellen; einzelne Flächenstücke aber, bald von grösserem, bald von geringerem Umfange, werden von lebendigem Parenchym, dünn- oder derbwandigem, gebildet. Nicht selten kommt es nun vor, dass dünnwandige Elemente in die Höhlen hineinwachsen, sich teilen und ein Gewebe bilden, durch das diese teilweise wieder ausgefüllt werden, Vorgänge, wie man sie auch sonst an manchen Höhlen beobachtet, mögen diese auf natürliche Weise, oder durch künstliche Eingriffe entstanden sein. Hier aber treten Erscheinungen auf, die wir an anderen Orten bisher nicht wahrgenommen haben. Von den zuletzt entstandenen Zellen, die häufig papillenartig in den Raum ragen, behalten die meisten dünne Wände, an denen nichts auffällt, als die feinen Auswüchse auf der Aussenseite der Zellhaut. Andere aber verdicken ihre Häute und bilden darin zahlreiche Tüpfel in ziemlich regelmässiger Verteilung. Figur 3 auf Taf. I zeigt eine solche Zelle, das Ende eines frei vortretenden Fadens, dessen nächstes Element dünnwandig war. Figur 1 auf Taf. I gibt einen andern Fall wieder, in dem die äussere und untere Zelle des dreizelligen Fadens dünnwandig geblieben, die mittlere aber derbwandig geworden war. Wie man sieht, hat sie Tüpfel auf den Seiten der Nachbarzellen, aber auch nach den Interzellularen hin erzeugt. An dem basalen Elemente ist ein kleiner Auswuchs entstanden. Auf dieses eigentümliche Wachstum werden wir zurückkommen, wenn wir es mit andern ähnlichen Vorgängen gemeinsam behandeln können. Alle erörterten Veränderungen sind aber auf den Teil des Markes beschränkt, der das Bündelnetz führt. Das unter ihm liegende

bündelfreie Gewebe und die peripherische strangarme Zone wird davon nicht betroffen. An diesen Orten bleiben alle Zellen auch in den alten Organen dünnwandig.

An den eben beschriebenen Zellen ziehen besonders die an den freien Seiten der Zellen vorkommenden Tüpfel den Blick auf sich. Da der Gedanke, es könne sich um „Fühltüpfel" handeln, ohne Weiteres von der Hand zu weisen ist, so bleibt schwerlich eine andere Annahme übrig, als die, dass sie keinen „Zweck" haben, aber auf korrelativem Wege notwendig entstehen. Dieselbe Annahme hat *Ambronn*[1]) für die an den Aussenwänden gewisser Pflanzen auftretenden Porenkanäle gemacht.

Soviel über den Bau des Markes der Knolle. Bei der Untersuchung eines solchen Gewebes kann man nicht wohl die Frage umgehen, welche Bedeutung ihm für den Haushalt der Pflanze zukomme. Da wir die Leistung der Bündel, die als Leitungs- und wahrscheinlich auch als Speicher-Organe für Eiweissstoffe dienen, später noch zu besprechen haben werden, so fassen wir hier nur das Parenchym ins Auge. Seine ganze Beschaffenheit im ersten Jahre deutet bestimmt darauf hin, dass es zum Speichern diene. Und zwar weist die untere bündelfreie und die peripherische bündelarme Region alle Eigenschaften des Wassergewebes so klar auf, dass jeder Zweifel ausgeschlossen ist. Dabei hat man wohl zu beachten, dass beide ihre Eigenschaften auch in der alten Knolle bewahren. — Auch das mit dem Bündelnetz ausgestattete Parenchym dient im ersten Jahre der Aufgabe des Wasserspeicherns, daneben aber zur Ablagerung anderer Reservestoffe. Von dem hohen Wassergehalt der Gewebe kann man sich leicht überzeugen, wenn man die Knolle einer genügend mit Wasser versehenen Pflanze der Länge nach durchschneidet. Es tritt dann aus dem ganzen Parenchym, besonders an den zuerst bezeichneten Orten, so viel Wasser aus, dass die Fläche satt feucht erscheint; ja es treten selbst kleinere oder grössere Tröpfchen auf, ein Zeichen von dem hohen hydrostatischen Drucke, der im Innern der Knolle vorhanden ist.

Genauer noch wurde die Natur des Gewebes durch einen Versuch bestimmt. Man liess eine junge, kräftige, im Topfe gezogene Pflanze, deren Knolle einen Durchmesser von 56,2 mm hatte, durch Wasserent-

---

1) *Ambronn, H.*, Ueber Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Herausgegeben von Pringsheim. Bd. XIV. Berlin 1886. S. 82 ff.

ziehung welken. Zuerst wurden die alten Blätter schlaff und fielen ab. Ihnen folgten die des mittleren Alters, die jungen aber in der Nähe des Scheitels blieben erhalten und standen aufrecht, wuchsen jedoch, soweit sich wahrnehmen liess, nicht. Das grösste dieser Blätter hatte eine Länge von 13,5 cm; die Knolle war in ihrem untern und mittleren Teile welk und weich; ihr Durchmesser war auf 45,5 mm gesunken. Die Erde des Topfes war, was kaum noch erwähnt zu werden braucht, staubtrocken. — Als nun der Länge nach ein Stück der Knolle abgeschnitten wurde, zeigte sich, dass das ganze Parenchym eingeschrumpft war. Die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass sich die Wände vieler Zellen wellig gebogen hatten. Tote Zellen aber und Luftlücken, wie sie später auftreten, waren nicht vorhanden.

Nun wurde die Erde des Topfes wieder angefeuchtet. Schon nach wenigen Tagen sah man die Knolle anschwellen und langsam ihren alten Umfang wieder erreichen.

In der jungen Knolle ist sonach das Bündelnetz im Marke gewissermassen in einen Wasserbehälter eingetaucht, dessen Vorrat nur langsam erschöpft wird. Damit steht im Einklang, dass die Wasser aufnehmenden und leitenden Gefässe und tracheidenartigen Parenchym-Zellen an der Oberfläche der Bündel liegen, den Wasserzellen unmittelbar angrenzen. Auf diese Weise lässt sich der anomale Bau der Markbündel des Kohlrabi teleologisch verstehen.

Wie früher ausgeführt, stirbt im zweiten Jahre ein grosser Teil des inneren Parenchyms ab, ein Vorgang, der wahrscheinlich mit der Entziehung der plastischen Reservestoffe zusammenhängt. Die Elemente des übrig bleibenden Teiles bewahren ihre dünnen Wände oder werden derbwandig. Welche Aufgaben erfüllen nun diese derbwandigen Zellen, die erst entstehen, wenn der Körper in sein letztes Lebensalter tritt? Sind sie den von *Haberlandt* als Speicher-Tracheiden beschriebenen Bildungen in der Funktion ähnlich? Erfüllen sie überhaupt für den Organismus eine Leistung? Wir erinnern an das, was über das Phelloderm im obern Stammteile gesagt wurde. Vielleicht liegen die Verhältnisse hier ähnlich. Die Schwierigkeiten steigern sich noch, wenn in der alten Knolle die Gewebe anomal ernährt werden. Darüber später das Nähere.

Die Rinde.

Es sei zunächst der Querschnitt auf mittlerer Höhe der alten Knolle untersucht. Hier ist die Rinde beträchtlich stärker entwickelt, als im

obern Stammteile; sie hat den 2 bis 3fachen Durchmesser. Ihre Oberfläche ist stellenweise noch mit der Epidermis versehen, zum nicht geringen Teile dagegen mit Kork bekleidet.

An den Stellen unter erhaltener Epidermis findet man folgende Ordnung der Gewebe. Eine oder zwei Zellenlagen unter der Oberhaut sind auch hier collenchymatisch ausgebildet. Dann folgen 3—5 Schichten chlorophyllreicher Elemente, wie Schwamm-Parenchym gebaut. Hieran schliesst sich ein beträchtlich entwickeltes collenchymatisches Gewebe, das nach innen allmälig in dünnwandiges Parenchym übergeht. An allen diesen Zellen, den collenchymatischen, wie den dünnwandigen, ist der tangentiale Durchmesser grösser, als der radiale und der Längendurchmesser wieder grösser, als jener. Das ganze Gewebe ist reich an Intercellularen.

Das Collenchym hat eigentümlichen Bau. Zunächst fällt die Art des Auseinanderweichens der Zellen bei der Bildung der Intercellularen auf. Es können erstens breite kurze Zellulose-Brücken stehen bleiben (Taf. I, Fig. 14); dies der gewöhnliche Fall; oder diese Verbindungen können wie lang ausgezogen erscheinen (Taf. I, Fig. 41); oder sie können zart sein, ja endlich auch bei starker Vergrösserung nur als feine Linien auftreten. In diesen Fällen gewähren sie überraschende Bilder; es kann aussehen, als wenn die Intercellularen geteilt wären (Fig. 19, 22). Selten wurde beobachtet, dass eine solche Wand gerissen und dass ihre Stücke stehen geblieben waren (Fig. 28).

Von Interesse sind ferner die Formen der Tüpfelfelder auf den Collenchym-Zellwänden. Sie können grössere oder kleinere Flächen einnehmen; sehr oft finden sie sich auf den schmalen Brücken, die bei der Bildung der Intercellularen stehen geblieben sind (Taf. I, Fig. 34), und die oft ausserordentlich klein und deren Tüpfelfelder von entsprechend geringer Grösse sind (Taf. II, Fig. 7). Bemerkenswert ist die Bildung feiner Intercellular-Räume im Bereiche grösserer Tüpfelfelder, wie Figur 3 Taf. II sie zeigt; die hellen Kreise oder Ellipsen geben die Tüpfelflächen, das schmale Feld zwischen ihnen einen Intercellular-Raum an.

An den brückenartigen Verbindungen zwischen zwei Elementen sind die verschiedenen Wandteile der Zelle oft sehr ungleich dick. Worauf dies beruht, ob nur auf ungleich starkem Wachstum, oder auch darauf, dass anfangs kräftige Wände beim Auseinanderweichen und bei der Verlängerung der Zellen passiv gedehnt und dabei dünner werden,

wurde nicht entschieden. Dass ein solcher Vorgang der Dehnung stattfinden könne, dafür sprechen Bilder wie das in Figur 2, Taf. II gezeichnete. Seine Betrachtung ruft die Vorstellung wach, es seien die Wände hier geradezu ausgezogen worden.

Bei der Beschreibung der Markzellen wurde wiederholt auf die eigentümlichen kleinen Auswüchse auf der Aussenseite der Zellwand im Bereiche der Intercellularen hingewiesen. Diese Bildungen finden sich, wie früher erwähnt, auch an den Elementen der Rinde, besonders an den mit collenchymatisch verdickten Wänden, und da sie hier grösser werden, als an jenen Orten, so ist ihre Untersuchung leichter. Weit am häufigsten stellen sie kleine kugelförmig oder ellipsoidisch gestaltete Körper dar, die mit schmaler Basis aufsitzen (Taf. I, Fig. 18, 32); hier und da wird ein kleiner Stiel gebildet (Fig. 29). Weniger häufig kommen längere Formen vor (Fig. 30), selten sesselartig gestaltete Bildungen (Fig. 23). Ebenfalls selten gewahrt man, dass sie sich durch den ganzen Intercellular-Raum von einer Wand bis zur gegenüberliegenden fortsetzen. Im einen Falle erhielt man den Eindruck, es sei der Körper von der einen Wand zur andern hinüber gewachsen und habe sich an diese bloss angelegt (Fig. 31); im andern schien es, als seien sie an beiden Wänden einander gegenüber entstanden, in der Mitte des Intercellular-Raumes aufeinander gestossen und dann verwachsen (Fig. 24 und 33).

Bildungen, die den eben beschriebenen in Form und innerem Bau nahe stehen, wurden zuerst von *Luerssen*[1]) an Parenchymzellen der Marattiaceen beobachtet und später von *Schenck*[2]) weiter untersucht. Besonders die kurzen Stäbchen der Angiopteris evecta sind manchen Auswüchsen der Kohlrabizellen ähnlich (vergl. *Luerssens* Taf. VI, Fig. 8a und 9 und *Schencks* Taf. VI, Fig. 1, 2, 6 und 7).

Die Substanz dieser Körper erscheint auch bei der Betrachtung mit starken Vergrösserungen als homogen. Ihre Farbe ist weisslich, wie die der Collenchym-Wände, denen sie entspringen, ein Umstand, der zunächst annehmen lässt, dass sie aus Zellulose bestehen. Die Behandlung mit Chlorzinkjod lehrt jedoch, dass ihr Bau von der der Mutterwand abweicht. Sie färben sich nämlich nicht blau, wie die Wände der Collenchymzellen,

1) *Luerssen, Chr.*, Kleinere Mitteilungen über den Bau und die Entwickelung der Gefässcryptogamen. 2. Botanische Zeitung. 31. Jahrg. Leipzig 1873. S. 641 ff.

2) *H. Schenck.* Ueber die Stäbchen in den Parenchymintercellularen der Marattiaceen. — Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Bd. IV, Berlin 1886. S. 86 ff.

und nicht gelb, wie die der alten Bastzellen, sondern behalten ihre weissliche Farbe bei. Ebenso verhalten sie sich, wenn man sie der Wirkung von Chlorkalziumjod-Lösung aussetzt. Da sie sich auf Zusatz von Methylenblau dunkelviolett, auf den von Safranin orangerot färben und in beiden Fällen die Farbe verlieren, wenn man Essigsäure einwirken lässt, so dürfen wir annehmen, dass sie aus Pectin-Verbindungen bestehen, deren weite Verbreitung in den Zellhäuten bekanntlich von *Mangin*[1]) verfolgt wurde.

Welche oecologische Bedeutung diesen eigentümlichen Bildungen, denen wir bei den hypertrophischen Pflanzen in noch grösserer Zahl begegnen werden, zukommt, muss einstweilen dahingestellt bleiben. Zu einer Zeit wurde vermutet, sie dienten vielleicht zum Verschliessen von Tüpfeln, die bei der Bildung der grossen Interzellularen ihre Bedeutung verloren hätten oder sogar schädlich geworden wären. Zuweilen beobachtete Bilder liessen die Annahme berechtigt erscheinen, andere aber sprachen nicht dafür, so dass sie endlich aufgegeben wurde.

Besondere Beachtung verdienen die Collenchym-Formen, welche sich in der Mitte der Rinde an der Grenze der in Bast verwandelten Zellengruppen finden. Schon Figur 6 auf Taf. II führt feine knotenförmige Wandverdickungen vor Augen, wie man sie hier häufig wahrnimmt. Neben diesen einfachen Gestalten kommen andere, mit teilweise seltsamem Umriss, vor. In den Figuren 39 und 42, Taf. I und Figur 1, Taf. II wurden drei Wände mit solchen Bildungen dargestellt. Wie man sieht, sind hier zahn-, haken- und papillenförmige Verdickungen erzeugt; die Wände haben geraden oder gebogenen, im einen Falle zickzackförmig gebogenen Verlauf. Allein nicht nur die Verdickungen sind sehr ungleich, auch die dünnen Wandflächen dazwischen haben verschiedene Stärke. Während die einen so kräftig sind, dass sie auch bei mässiger Vergrösserung mit Doppel-Kontur auftreten, stellen andere auch bei Anwendung von stärkeren Linsen nur zarte Linien dar.

Weiter ist eigentümlicher Elemente zu erwähnen, die sich in der Nähe der Bastbündel finden und wie diese aus Collenchym hervor-

1) S. die Zusammenstellung der Ergebnisse aller bis 1904 erschienenen Arbeiten *Mangins* in der Abhandlung *L. Gaucher's*: La Membrane cellulaire chez les Végétaux. Montpellier 1904, p. 144 ff. — S. ferner *Zimmermann, A.*, Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892. S. 162 ff. — Hiermit vergleiche man: *Richter*, Die Fortschritte der botanischen Mikrochemie seit *Zimmermanns* botanischer Mikrotechnik. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikrochemie. Bd. 20, 1905, S. 194. Ferner die kritischen Bemerkungen *Arthur Meyers*: Erstes botanisches Praktikum. 2. Aufl. Jena 1907. S. 182.

gehen. Sie haben meist parallel der Längenachse des Organs gestreckte, mehr oder weniger unregelmässige Gestalt, ihre Wände sind sklerenchymatisch verdickt (Taf. I, Fig. 38). Aus der Wand treten feine, einfache oder verästelte Konjugations-Fortsätze hervor, die hier und da auch blind endigen. Diese Fortsätze sind bald breit (Taf. I, Fig. 40), bald ausserordentlich fein und zart (Taf. I, Fig. 37). Sie finden sich, wenn auch in minder ausgebildeter Form, an den derbwandigen und collenchymatischen Zellen der Rinde sehr häufig (Taf. I, Fig. 35), und lassen auf eine reiche Verbindung der Elemente durch Plasmodesmen schliessen.

Die eben beschriebenen Elemente leiten uns zu den sehr verbreiteten eigentlichen Sklerenchymzellen. Diese treten an den Bastbündeln auf, weiter hauptsächlich in mehr oder minder grossen Gruppen in der mittleren Rinde, ferner in kleinen Gruppen unter der Epidermis oder dem Korke und endlich zerstreut an beliebigen Orten. Die Gruppen der mittleren Rinde bilden von oben nach unten verlaufende lange Züge, und sind insofern den Bastbündeln ähnlich; sie gehen wie diese aus Collenchym hervor. Bei der Umwandlung behalten die Elemente ihre Form bei — dies ist der gewöhnliche Fall — oder sie verändern ihre Gestalt. Unter diesen verlängern sich einzelne so beträchtlich, dass sie die Form kurzer Bastzellen annehmen (Taf. II, Fig. 14), Bildungen, die vereinzelt in der Mitte der Gruppen auftreten. In dem dargestellten Falle ist die Form der Zelle einfach. Es kommt aber auch vor, dass die sich verlängernden Elemente ihre Enden mit auffallenden Auswüchsen versehen (Taf. I, Fig. 43 und Taf. II, Fig. 8), in deren Bereich die Wanddicken sehr ungleich sind, ein Verhältnis, in dem sich die einstige Collenchym-Natur noch deutlich ausspricht. Andere Zellen verlängern sich wenig, bilden aber fein zulaufende Spitzen, zahnartige Fortsätze u. dgl., die zwischen die Nachbarzellen hineinwachsen (Taf. II, Fig. 6 und 17). In Figur 29 sieht man eine bastartig verlängerte Zelle mit einem horizontalen Fortsatze, dem Umfange eines Bastbündels entstammend.

Besonders hinzuweisen ist endlich noch auf eigenartige Sklerenchymzellen, denen man im Phelloderm und in der äusseren Rinde in der Umgebung von nicht zur Entwickelung gelangten Achselsprossen begegnet, der alten Knolle sowohl wie des oberen und unteren Stammteiles. Unsere Figuren 9, 10, 11 und 12 auf Taf. II geben einige solcher Formen wieder. Sie zeigen Fortsätze, zahnartige Bildungen u. dgl., daneben aber Ausstülpungen von sehr abweichender Art. In der Figur 12, Taf. II gezeichneten Zelle gewahrt man den Anfang einer fast gekröse-

artigen Gestalt, und in Figur 10 spaltet sich die Zelle gleichsam in drei Gabeläste, zwei grössere und einen kleineren. Diese Formen führen uns unmittelbar zu den noch seltsameren, die in den anomalen Blattkissen auftreten. Dass auch manche dünnwandige Elemente an der ungewöhnlichen Ausbildung teilnehmen, lehren die Umrisse Figur 31 und 37 auf Taf. II.

Der normale Holzkörper.

a) Der Holzteil.

Im Bereiche ihres ganzen fleischigen Teiles ist der normale Holzkörper der Knolle erheblich schwächer gebaut, als der des unteren Stammteiles. Auf mittlerer Höhe der Knolle finden sich in den Gefässbündeln entweder keine Holzzellen, oder sie treten in kleineren oder grösseren Gruppen auf, haben aber im ganzen dünnere Wände, als die des Trägers. Die Stränge sind durch breite Markstrahlen getrennt, deren Zellen zwischen Bündeln ohne Holzzellen zartwandig bleiben, zwischen oder an Strängen mit Holzelementen dagegen, besonders im inneren Teile und an den Seiten, derbwandig werden. Mit der Abnahme des Knollenumfangs nach oben und unten, auf dem Uebergange zu den dünnen Stammteilen, ändert sich die Zusammensetzung der Bündel. Die Zahl der Holzzellen nimmt zu, ebenso die Stärke ihrer Wände; die Markstrahlen werden schmäler und ihre Elemente derbwandiger. Diese Veränderungen vollziehen sich allmählich, bis endlich der feste Bau des Stammholzkörpers erreicht ist.

Aber nicht bloss die Zusammensetzung des Holzkörpers im ganzen, auch der Bau seiner Bestandteile ändert sich: Gefässe, Tracheiden und Holzzellen sind in der Knolle kürzer, die ersteren dazu enger, als in den gestreckten Stammteilen. Dieses zeigt schon die vergleichende Betrachtung; genauer geht es aus einigen Messungen hervor.

Was zunächst die Holzzellen anlangt, so wurden aus mazeriertem Material 60, ohne Wahl, gemessen. Ihre mittlere Länge betrug 310 μ, die grösste mass 600 μ, die kleinste 180 μ. Die kurzen Formen finden sich hauptsächlich im zentralen Teile der Bündel, die langen nach der Markkrone hin. Die meisten sind schwach wellig gebogen, besonders die kurzen, die dazu ungleich weites Lumen haben. Häufig treten gabelförmige Enden, kleine Auswüchse u. dgl. auf (Taf. II, Fig. 18 eine gewöhnliche, Fig. 22 eine reicher getüpfelte tracheidenartige Holzzelle). Im unteren Stammteile ergab die Messung der Holzzellen, wie

früher mitgeteilt, eine mittlere Länge von 460 μ, also einen Wert, der das Eineinhalbfache ausmachte.

Den Holzzellen ähnlich verhalten sich die sekundär gebildeten Gefässe. Die Messung von 60 solcher Elemente führte zu einem Mittelwerte von 140 μ; das längste hatte 350 μ, das kürzeste 60 μ. Die des unteren Stammteiles massen im Mittel 190 μ, waren also um etwa ein Drittel länger. Diese Zahlen bedürfen aber einer Ergänzung durch die Bestimmung der Weite. In der Knolle beträgt der mittlere Querdurchmesser 23 μ, der kleinste 10 μ, der grösste 50 μ. — Die Gefässe des unteren Stammteiles wiesen dagegen einen mittleren Querdurchmesser von 45 μ auf; das engste hatte 20 μ, das weiteste 60 μ. Die Weiten der Elemente der beiden Orte stehen also annähernd in demselben Verhältnisse, wie die Längen.

Wie nahe die angegebenen mittleren Zahlen den wirklichen Mittelwerten kommen, lässt sich einstweilen nicht sagen. Um diese mit einiger Bestimmtheit festzustellen, wäre eine viel grössere Summe von Messungen erforderlich. Doch sind unsere Zahlen gross genug, um darauf die Folgerung zu begründen, dass die Länge der Elemente und bei den Gefässen auch die Weite im Träger grösser sind, als in der Knolle. Denn die Annahme, dass zufällig je die 60 Elemente einer Region den kurzen und die 60 der andern den langen Gliedern angehörten, ist so unwahrscheinlich, dass man sie ausser acht lassen darf. Auch spricht die grosse Aehnlichkeit des Verhältnisses zwischen den Holzzellen und Gefässen der beiden Regionen bestimmt dafür, dass unsere Zahlen brauchbare Näherungswerte bilden.

Zwischen den Gefässen des Trägers und denen der Knolle besteht offenbar ein kompensatorisches Verhältnis. In jenem sind sie auf engem Raume lang und weit, in diesem, auf den grossen Umfang verteilt, kürzer und enger. Wie weit hierbei die Markbündel in Betracht kommen, wird erst später zu erörtern sein.

b) Der Bastteil.

Wie in den schlanken Stammteilen, so haben auch in der Knolle die Hartbastbündel auf der Aussenseite verschiedenen Umriss; sie weisen bald die bekannte Halbmondform auf, bald treten sie als gerade oder gebogene Streifen nach aussen vor; ihre Grenzen sind hier aber oft weniger deutlich, als im Stamm. Der Bast geht auch hier, was beinahe nicht gesagt zu werden braucht, aus Collenchym hervor; an kleinen

Bündeln unterbleibt aber nicht selten die Umwandlung, so dass man, streng genommen, nicht sagen kann, alle Bündel schliessen mit Hartbast ab. Von den früher besprochenen bastzellenartigen Formen der Rinde kann man die der Stränge auf dem Querschnitt durch den geringeren Durchmesser meistens unterscheiden; auch ist ihre Länge durchschnittlich grösser. Ueber den Siebteil, seine Zusammensetzung und seinen Uebergang zum Hartbast sind keine näheren Angaben erforderlich. Wahrscheinlich haben hier die Siebröhren, Geleit- und Cambiformzellen geringere Länge, als in den Stammteilen über und unter der Knolle; Messungen auszuführen wurde bisher nicht versucht.

Die Blattspurstränge.

Nachdem wir die Gewebe des Stammes einer raschen Betrachtung unterworfen haben, gelangen wir schliesslich zu dem für uns wichtigsten Gegenstande, zum Bau der Blatt-Basis und der inneren Blattspur. Der Bau des Blattstieles der Cruziferen ist bekannt. *Vesque*[1]) hat ihn in anatomisch-systematischer Hinsicht verwertet, und *Plitt*[2]) später die kurzen Angaben *Vesques* durch weitere Untersuchungen ergänzt. Nach den genannten Autoren gehört die Gattung Brassica dem Typus an, der durch Sinapis und Rapistrum vertreten wird. *Plitt* erwähnt der Brassica oleracea, aber weder bei ihm noch bei *Vesque* findet sich eine Angabe über den Kohlrabi.

Das im Folgenden Angeführte gilt zunächst für den über der Knolle stehenden Stammteil.

Den halbmondförmig umschriebenen Querschnitt der Basis eines gestielten Laubblattes zeigt Figur 30, Taf. II, den eines Gliedes aus der hochblattartigen Region Figur 23. Beide weichen fast nur an den Rändern, und auch hier nur wenig, von einander ab. Die verschiedenen Blätter aus den beiden Regionen lassen kleine Ungleichheiten wahrnehmen, in den wesentlichen Punkten aber sind alle gleich. Unter und in der tangential verlaufenden Mittellinie des Querschnittes gewahrt man Bündelgruppen und einzelne Bündel. An diesen haben Gefäss- und Bastteil normale Lagerung; jener ist der Innen-, dieser der Aussenseite des Stieles zugekehrt. Die Gruppen bilden kleine, ringsum ge-

1) *Vesque, J.*, De l'Anatomie des tissus appliquée à la Classification des Plantes. II. Mém. Nouvelles Archives du Muséum d'histoire nat. II. Série. T. V. Paris 1883. p. 291.

2) *Plitt, C.*, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blattstieles der Dicotyledonen. Dissertation. Marburg 1886.

schlossene oder auf der Innenseite offene Körper; die Stränge eines jeden sind um seinen besonderen Mittelpunkt geordnet und wenden diesem ihre Gefässteile zu, ihre Bastteile ab.

Die Bündel der Körper können ringsum annähernd gleich oder auf der Innenseite kleiner als auf der Aussenseite sein. Manchmal tritt das innere, dann meist kleine, aus dem Ringe etwas heraus. Von dieser Form des Körpers bis zu der auf der Innenseite offenen ist nur ein Schritt.

Zur elementaren Zusammensetzung der kleinen Körper sei bemerkt, dass ihr zentraler Teil von einem aus englumigen und langgestreckten Zellen bestehenden Gewebe eingenommen wird, dessen Wände collenchymatische Beschaffenheit haben. Die um ihn gelagerten Gefässteile der Bündel bestehen aus Spiral- und Ringgefässen, welche von dünnwandigen Elementen umgeben sind. Jeder Strang hat einen schmalen Cambium-Streifen, auf den der Bastteil folgt, dessen Zusammensetzung der der Stammstränge im wesentlichen gleicht. Sie unterscheiden sich nur dadurch, dass der mechanische Teil des Bastes im Blattteil collenchymatisch bleibt; niemals wurde Verholzung wahrgenommen. — Die Bündel sind durch schmale, oft nur zwei bis drei Lagen breite Bänder zartwandiger, radial verlängerter Zellen getrennt. Durch die Bänder bilden die Cambium-Streifen der Bündel bald feine Brücken, bald entstehen diese nicht, ein Unterschied, der für das Wachstum der anomalen Kissen von Bedeutung ist.

Die einzeln liegenden Bündel führen sowohl auf der Aussen-, als auf der Innenseite mechanische Elemente, dort eine grössere, hier eine kleinere Sichel collenchymatischer Zellen.

Der beschriebene Bau bleibt nun bis zum Eintritt der Körper und Bündel in den Stamm erhalten. An der Uebergangsstelle aber vollziehen sich verschiedene Veränderungen.

Zunächst gewahrt man, dass oft die nach innen gewandten Bündel der Körper ihren Gefässteil verlieren, sodass sie nur aus Weichbast, der an seinem Umfange durch eine Lage mechanischer Zellen abgeschlossen sein kann, und einem Streifen Cambium bestehen (Taf. III, Fig. 11). Diese Bündel können ihre gewöhnliche Lage in dem Bündelringe einnehmen oder sich vom Zentrum des Körpers entfernen, oder aber sich ihm soweit nähern, dass sie wie nach innen verschoben erscheinen. Figur 20 auf Tafel III gibt ein Beispiel wieder, in dem das gefässlose Bündel fast die Mitte des Körpers einnimmt.

Die weiteren Veränderungen betreffen die Zusammensetzung der Bündel. Es verwandeln sich die äussern Collenchym-Zellen gewöhnlich in echte Bastzellen, sodann tritt, besonders in den grossen Blattstielen, ein sehr merkwürdiger Vorgang ein. In dem zentralen, engzelligen, collenchymatisch ausgebildeten Teile der Bündelgruppe verändern die auf der Stammseite gelegenen Elemente ihre Struktur; sie verholzen und nehmen in Farbe und Form die Eigenschaften echter kleiner Holzzellen an. Die Lage einer solchen Holzmasse in dem Körper veranschaulicht Figur 8, Taf. III. Die Gruppe besteht hier aus fünf mit Gefässteilen versehenen Strängen und einem sechsten, der Innenseite zugewandten, der des Gefässteiles entbehrt und nur einen Cambium-Streifen und die verschiedenen Bastelemente aufweist. Die Holzzellengruppe liegt hier nun vor diesem inneren Strange (der fein schraffierte Teil). Das ganze übrige Gewebe zwischen den Holzzellen und den Gefässteilen der Bündel bleibt collenchymatisch. Wird die Innenseite des Körpers von einem vollständigen Gefässbündel eingenommen, das dann aber, wie erwähnt, gewöhnlich kleiner ist, als die übrigen, so entstehen die Holzzellen auf beiden Seiten des Gefässteiles dieses Stranges, zwischen ihm und den Gefässteilen der benachbarten Bündel. Die fraglichen Elemente als Holzzellen zu bezeichnen hat man um so mehr Grund, als sie beim Eintritt der Bündelgruppe in den allgemeinen Gefässkörper des Stammes den an die Markscheide grenzenden Teil der Stränge bilden. Beim Uebergange öffnet sich der Körper auf der Innenseite, so dass seine Bündel sich halbmondförmig anordnen; der innere Strang weicht seitlich aus und dreht sich, bis sein Bastteil nach aussen gewandt ist. Nunmehr liegt die Holzzellengruppe auf der dem Stammmittelpunkte zugewandten Seite der Bündel und gelangt so in den allgemeinen Gefässkörper. Der innere, an das Mark grenzende oder in dieses vortretende Holzteil der Bündel hat also jedenfalls teilweise den angegebenen eigentümlichen Ursprung und ist daher von dem später entstehenden wohl zu unterscheiden.

Mit den beschriebenen histologischen Vorgängen beim Eintritt der Bündel in den allgemeinen Gefässkörper sind wir etwas vorausgeeilt und haben nun noch nachzutragen, dass vor dem Uebergange die mittleren Stränge der Blatt-Basis sich zu einem grössern Körper vereinigen; dass sich zwei weitere, etwas kleinere geschlossene Gruppen aus den äussern Bündeln bilden, und dass endlich noch zwei Körper aus den Strängen entstehen, die rechts und links von dem medianen, etwa in

der Mitte zwischen diesem und den äussern, liegen (Taf. II, Fig. 33); in der Regel sind diese Komplexe die kleinsten. — Nicht selten werden auch statt eines solchen Körpers auf einer Seite deren zwei oder selbst auf beiden Seiten je zwei gebildet. Von allen diesen Körpern tritt nun der grössere mittlere gewöhnlich zuerst in den allgemeinen Ring ein; ihm folgen die beiden äussern; daneben kommt es auch vor, dass diese voran eilen, oder dass alle drei zugleich eintreten.

So die drei grössern Körper. Anders verhalten sich die kleinen, zwischen ihnen liegenden. Sie laufen in der Rinde noch eine kürzere oder längere Strecke hinab, gelegentlich sogar bis über das Blatt, das senkrecht unter ihrem Mutterblatte steht, und fügen sich erst dann dem allgemeinen Ringe ein. So lange dies nicht geschehen, hat der Querschnitt des Stammes demnach anomalen Rindenbau. — Die histologische Struktur dieser Körper ist, solange sie in der Rinde verlaufen, höchst eigenartig. Treten sie schon als geschlossene Körper aus der Blatt-Basis in die Rinde ein, so behalten sie diese Form bei; sind sie beim Uebergange noch einseitig offen, so gestalten sie sich zu völligen Ringen. In den Hauptpunkten im Bau übereinstimmend, weichen sie im einzelnen, in der Form wie in der Zusammensetzung, mannigfach von einander ab (Taf. III, Fig. 3, 4, 9 und 10). Ihre Mitte wird von englumigen langgestreckten, collenchymatisch ausgebildeten Elementen und von Holzzellen eingenommen, die, wenigstens teilweise, aus jenen hervorgegangen sind. Um sie herum ordnen sich die Stränge, welche entweder sämtlich mit Gefässteilen ausgestattet sind, oder von denen die nach dem Mittelpunkte des Stammes gewandten dieses Bestandteiles entbehren. Im einen Falle tritt daher der Körper ganz oder annähernd radiär, im andern dorsoventral gebaut auf. Die Holzzellengruppen, in den Figuren durch Schraffierung angedeutet, wurden in Ein- oder Zweizahl beobachtet. Ihre Form ist sehr verschieden. Sie können rundlichen oder elliptischen Umriss haben oder halbmondförmige Gestalt annehmen (Taf. III, Fig. 3 und 9). Hier und da kommen ganz abweichende Bildungen vor, deren eine in Figur 4, Taf. III angedeutet ist. Der ganze Körper hat hier kurz-elliptische Form. In der Mitte, in der Richtung der grossen Achse, liegt ein schmales Band von Holzzellen. Dieses geht an seinen beiden Enden in eine Holzmasse über, die eine fast geschlossene Ellipse bildet, und deren innerer Teil beträchtlich stärker entwickelt ist, als der äussere. Den weiss gelassenen Raum nehmen collenchymatische Zellen ein. Auf der innern

Seite treten die Gefässe der Bündel in die Holzmasse nicht ein; auf der Aussenseite dagegen durchsetzen sie das Band von Holzzellen und noch einen Teil des Collenchyms. Soweit beobachtet, haben die Körper stets vollständige Cambium-Ringe, die nach aussen und innen tätig sind. Holzzellen gehen gewöhnlich nicht aus ihnen hervor, doch kann auch dies in grossen Körpern geschehen. So lässt der in Figur 10, Taf. III abgebildete mit Bestimmtheit schliessen, dass die äussern Zellen des Holzkörpers aus Cambium entstanden sind. Fügen wir noch bei, dass die Elemente zwischen den Gefässen, soweit sie nicht aus Holzzellen bestehen, zart-, eng-, und dünnwandig sind und dass der Siebteil und der ihn nach aussen abschliessende collenchymatische Bastteil denselben Bau zeigen, der ihnen in der Blatt-Basis und im Stamme eigen ist, so dürfte damit alles für uns Wesentliche über den Bau unsrer Rindenkörper angeführt sein. —

Das über diese Bildungen Gesagte gilt, um dies noch besonders hervorzuheben, für den Stammteil über der Knolle, nicht für die Knolle, und ebensowenig für die darunter befindliche Stamm-Region und die Internodien der Glieder des Blütenstandes. In diesen Organen treten die Stränge der Blattspur auf ungefähr gleicher Höhe ein.

Werfen wir nun einen Blick auf den Achselspross. Bleibt er klein, so liefert er Bündel von entsprechendem Umfange, die sich in gewohnter Art den Strängen des Blattes und des Stammes einfügen. Entwickelt er sich dagegen schon früh kräftiger, dann bildet er eine grössere Zahl von Bündeln, die sich zwischen die Blattspurstränge einordnen und mit diesen in den allgemeinen Ring eintreten (Taf. II, Fig. 19). Wie der Vorgang im einzelnen verläuft, ob bei der an der Uebertrittsstelle stattfindenden Vereinigung der Bündel eine bestimmte Ordnung herrscht oder nicht, wurde nicht verfolgt. Bemerkenswert ist, dass im Marke des basalen Achselsprossteiles häufig, nicht immer, kleine Bündel vorhanden sind, deren Bau völlig dem der kleinen Markstränge der Knolle gleicht. Beim Uebertritt der normalen Bündel des Achselsprosses in den Stamm wandern sie zunächst in dessen äussere Mark-Region, verbinden sich dann aber mit den Strängen des allgemeinen Ringes. Die Achselsprosse sind also fähig, in ihrem basalen Internodium Markstränge zu erzeugen, was die übrigen Teile des Stengels nicht zu tun vermögen.

Endlich haben wir noch einer nicht unwichtigen Tatsache zu gedenken. Mazeriert man den Hartbast und das ihm angrenzende Ge-

webe der Ansatzstellen des Achselsprosses, besonders der Region, in der seine Bündel und die der Blattspur sich in den allgemeinen Ring einordnen, so gewahrt man unter der grossen Mehrzahl gerader oder schwach gebogener Formen (Taf. II, Fig. 5 und 16) auffallende, unregelmässig gekrümmte, selbst gabelförmige Gestalten, andere haben zahnwurzelartige Fortsätze und dergl. (Taf. II, Fig. 20, 32 und 35).

Auch die sonst meist einfach parenchymatisch gestalteten Zellen an der Grenze der Bündel und Markstrahlen können sich in ähnlicher Art abweichend formen (Taf. II, Fig. 36 und Taf. III, Fig. 1). Die in den fünf Figuren gezeichneten Elemente entstammten dem Gewebe der Achsel eines noch jungen Sprosses, der sich eben zum Blühen anschickte, aus der untern Region des Blütenstandes. Diese und die früher beschriebenen ungewöhnlichen Zellenformen aus dem Mark der Rinde und dem Holzkörper der Knolle verraten die Neigung des Stammes unserer Pflanzen, solche abweichenden Gestalten sowohl im parenchymatischen, wie prosenchymatischen Gewebe zu erzeugen. Wie schon früher angedeutet, offenbart sich diese Neigung und Fähigkeit im Wundgewebe und in dem abnormen Blattkissen in noch ungleich höherem Masse. Den Schlüssel zum Verständnis der hier eintretenden Vorgänge liefern uns die bisher beobachteten Tatsachen.

Regeneration der Gewebe und Metamorphosen im Gewebe.

Die in diesem Abschnitt mitgeteilten Untersuchungen wurden sämtlich mit dem Kohlrabi ausgeführt. Wir senden den in der Ueberschrift genannten Gegenständen einige notwendige Bemerkungen über die Gestalt und das Wachstum der Knolle und über die nächsten Ursachen ihrer Form voraus.

Die Form der Kohlrabi-Knolle.

Die Gestalt der Knolle zeigt bei der zu unsern Versuchen hauptsächlich verwandten, als „weisse Wiener Glas-Kohlrabi" bezeichneten, Rasse nicht unbeträchtliche individuelle Verschiedenheiten. In der Regel gleicht sie in ihrem jugendlichen und mittleren Alter einem oben und unten abgeplatteten Rotations-Ellipsoid oder einer Kugel. Diese Form kann bis zum Schlusse des Wachstums beibehalten werden, auch wenn der Körper bedeutenden Umfang erreicht. Das Dickenwachstum ist dann stets stärker als das Längenwachstum oder diesem annähernd gleich. Nicht selten aber kommt es vor, dass das Längenwachstum überwiegt, und dadurch Körper entstehen, die Rotations-Ellipsoiden mit längerer aufrechter und kürzerer wagerechter Achse ähnlich sind. Zuweilen beobachtet man auch, dass das Dickenwachstum im obern Teile der Knolle länger andauert, als im untern; dann bilden sich Körper von der Form eines Kegels mit nach unten gewandter Spitze.

Normal sind die Knollen unverzweigt. Wird aber die Entwickelung gestört, so bilden sich aus Achselknospen leicht Seitenknollen, ja es können auffallende Verzweigungs-Systeme entstehen (Taf. XX, Fig. 4). Auch auf das Platzen der Knollen folgt oft die Erzeugung von Tochterknollen. Sodann nimmt man deren Auftreten nicht selten an Knollen wahr, die zwar unverletzt sind, und sich unter durchaus gün-

stigen Bedingungen entwickeln, dennoch ihr Wachstum einstellen oder doch sehr verlangsamen, und nun am Scheitelende Tochterknollen hervorbringen, in die sich der Strom der Assimilate ergiesst. Diese seitlichen Bildungen sind entweder mit breiter Basis angesetzt, oder ruhen auf einem kurzen stielartigen Träger, ähnlich dem des mütterlichen Organs.

Wohl zu beachten ist, dass alle im ersten Sommer an einer Knolle sich entwickelnden Seitensprosse auch knollig anschwellen; erst im zweiten Jahre erscheinen die langen, schlanken, mit Blütenständen endigenden Glieder.

Der Uebergang der Knolle zu dem stielartigen Träger ist verschieden; bald allmählich, so bei den meisten Körpern mit längerer aufrechter Achse, bald fast unvermittelt, so bei den runden oder oben und unten abgeflachten Gestalten. Das ganze Verhalten der Knolle deutet darauf hin, dass sie begrenztes Wachstum, sowohl der Länge als der Dicke nach, hat, und dass, wenn der äusserste Umfang erreicht ist, die Blätter aber ihre Produktions-Tätigkeit noch fortsetzen, Tochterbildungen entstehen, die den Strom der Nährstoffe aufnehmen. Welche äusserste Grenze des Umfangs bei den hier verwandten Rassen erreicht werden kann, wurde nicht festgestellt; doch mass man einzelne Knollen, die einen Querdurchmesser von 10—11 cm und einen Längendurchmesser von 8—9 cm hatten.

Die Bedeutung des Lichtes.

Alle Knollen, die unterirdisch erzeugt werden, sind in ihrer Anlage und normalen Gestaltung an die Dunkelheit gebunden. Wenn beleuchtet, zeigen sie mancherlei Aenderungen in der Form und werden in der gesamten Entwickelung gehemmt. Es war von vornherein zu erwarten, dass Knollen, die sich unter dem Einflusse des Tageslichtes entwickeln, von diesem abhängig sind, im Dunkeln ihre normale Gestalt nicht erlangen. Der Versuch bestätigte diese Annahme, war aber im ganzen weniger leicht auszuführen, als der entsprechende mit den natürlich im Dunkeln wachsenden Organen.

Das zuerst angewandte Verfahren bestand in folgendem. Nachdem die in Töpfen vom nötigen Umfang gezogenen Knollen einen Durchmesser von etwa 4 cm erreicht hatten, wurde auf jeden Topf ein zweiter gesetzt, dessen Boden so weit entfernt worden war, dass man die Achse der Pflanze mit ihren sämtlichen Blättern durchleiten konnte.

Dieser Topf wurde nun mit feingesiebtem trockenem Kiessande so hoch angefüllt, dass der Scheitel der Knolle 3—5 cm unter der Sandoberfläche lag, alle entwickelteren Blätter aber daraus hervorragten. — Später wurde noch ein zweiter Weg eingeschlagen. Man nahm schwarze Watte und hüllte damit die ganze Knolle dicht und zwar derartig ein, dass wieder nur die Blätter mit Ausnahme der jüngsten daraus hervortraten. Die so behandelten Pflanzen wurden, um zu starke Erwärmung zu verhindern, vor der Wirkung des direkten Sonnenlichtes geschützt. Dieses Verfahren, obwohl es wiederholt erfolgreich war, ist jedoch mit einem Mangel verbunden: es siedeln sich leicht Insektenlarven und Würmer unter der Watte an, die das Wachstum der Pflanze beeinträchtigen.

Das eine wie das andere Verfahren führte zu dem Ziele, den Scheitel der Knolle zum Längenwachstum zu veranlassen, das weitere Verhalten aber war ungleich. Im ersten Falle verlängerte sich die Achse, bis der Scheitel aus der verdunkelnden Umhüllung hervorragte; der Zuwachs verjüngte sich von unten nach oben allmählich, die Knolle behielt eine einheitliche Gestalt, die sich im oberen Teile zuspitzte. Der zweite Fall unterschied sich dadurch, dass die Achse über der Hülle eine kleine Anschwellung bildete. Im dritten Falle endlich entstand oben eine kräftige Knolle, die die untere sogar an Grösse übertreffen konnte. Ein Beispiel dieser Art gibt Figur 3 auf Taf. XIX wieder. Die Umhüllung der unteren Knolle war hier durch Watte herbeigeführt worden.

Das Ergebnis unserer Versuche bestätigt die Annahme, dass die tägliche Beleuchtung für die Entwickelung und Gestaltung der Knolle nötig ist. Das oberirdische Organ ist also ebenso von dem Einfluss des Lichtes, wie die unterirdisch wachsende Knolle von dem der Dunkelheit abhängig. Auf die Anlage und das Wachstum jener wirkt das Licht fördernd, auf die Bildung dieser hemmend ein.

Weiter lehren die Versuche, dass das Wachstum der Knolle, wenn einmal im Gange, formändernden Einflüssen, wie der Dunkelheit, Widerstand leistet. Gestalten, wie die abgebildete, kommen offenbar nur schwer zustande.

Nachdem die Bedeutung des Tageslichtes festgestellt worden war, entstand die weitere Frage, welche Lichtstärke für den Bildungsvorgang der Knolle erforderlich ist. Diese Frage erschöpfend zu beantworten, lag nicht im Plane unserer Arbeit. Nur ein einleitender Versuch wurde

ausgeführt. Man setzte junge, kürzlich aus Samen gezogene Pflanzen stark unternormaler Beleuchtung aus. Infolgedessen streckte sich der sonst kurz bleibende stielartige Träger zu mehr oder minder beträchtlicher Länge; dann aber trat, selbst unter sehr ungünstigen Bedingungen, an einzelnen Objekten am Scheitel der Achse eine Verdickung ein. Entweder schwoll er auf kurzer Strecke gleichmässig zylindrisch an, oder gestaltete sich selbst zu einem ringsum gewölbten kleinen Knollenansatze. — Ob dann, wenn man die Beleuchtung noch stärker vermindert, jede Anschwellung des Scheitelendes unterbleibt, wurde bisher nicht festgestellt; bei dem erwähnten lediglich qualitativen Versuche liess man es bewenden.

Die eben erwähnten zylindrischen Anschwellungen hatten, wie sich von selbst versteht, nur geringen Durchmesser. Kräftigere Körper von dieser Gestalt gewahrt man hier und da, wenn unter sonst günstigen Bedingungen die sich entwickelnden jungen Pflanzen zu dicht stehen. An solchen beobachtete man fast gleichmässig ausgebildete zylindrische Achsenenden von 2—2,5 cm Durchmesser und 7—9 cm Länge. Derartige Objekte wurden, nachdem sie diese Form erlangt hatten, allseitig gleichmässiger, kräftiger Beleuchtung ausgesetzt. Bald sah man den obersten Teil des Zylinders und den weiter am Scheitel erzeugten Zuwachs anschwellen und sich zu einer Knolle gestalten, die 4 cm und mehr im Durchmesser erreichte. Der Körper erinnerte nun, wenn man von den Blättern absah, an die Frucht einer Lagenaria in verkehrter Stellung.

Aus diesen Tatsachen folgt, dass die zylindrische Gestalt des Organs als Hemmungsbildung aufzufassen ist, und dass die Achse unter günstigen Bedingungen stets bestrebt ist, eine runde Knolle zu bilden.

Auch die sehr verwickelte Aufgabe, in die tieferen Vorgänge einzudringen, die das Licht in unserer Knolle bewirkt, worauf die Wachstumsförderung eigentlich beruht, wurde nicht in Angriff genommen. Handelt es sich bloss um photochemische Wirkung, etwa auf das Entstehen und Ablagern von Reservestoffen, oder um einen Reiz auf die Zellteilung in dem Knollenkörper, oder findet beides gleichzeitig statt, die photochemische Wirkung und der fragliche Reiz? Für die Kartoffelknolle wurde einst wahrscheinlich gemacht, dass der hemmende Einfluss des Lichtes hauptsächlich in einem Reize auf die Zellteilung bestehe und sich damit einer Anzahl bekannter Vorgänge anreihe; dass dagegen der Umsatz und die Speicherung der Reservestoffe davon nicht oder

nur wenig betroffen werde. Aus der Blattbildung an vielen beleuchteten Knollen ergibt sich ferner noch eine unbekannte morphotische Bedeutung des Lichtes. — Es ist wohl möglich, ja wahrscheinlich, dass es auch auf die Zellbildung der Kohlrabiknolle, und zwar in förderndem Sinne, als Reiz wirkt. Schwerlich aber dürfte sich darauf sein Einfluss beschränken. Mit gutem Grunde dürfen wir annehmen, dass unsere Knolle für den chemischen Haushalt der Pflanze von ungleich grösserer Wichtigkeit ist, als die Kartoffelknolle für ihren Organismus. Diese dient nur zur Ablagerung der ihr zufliessenden Assimilate, vor allem der Kohlenhydrate; sonst steht sie abseits von der chemischen Werkstätte und von den grossen Stoffbahnen. Ganz anders die Kohlrabiknolle. Sie ist von Natur in den Grundstock der Pflanze eingeschaltet, sie trägt die Blätter, leitet und reguliert den Strom des Wassers und der Salze, dient als Speicherorgan für Wasser und Salze und empfängt von den Blättern die Assimilate, um auch diese abzulagern. Man erhält den Eindruck, es sei die chemische Tätigkeit in ihrem Gewebe, der Stoffumsatz, viel mannigfaltiger, als in dem der Kartoffel. Man denke nur an den Reichtum von Siebröhren in den Markbündeln und die damit verbundene Eiweisswanderung. Dass bei allen diesen Vorgängen die tief in den Körper der Knolle eindringenden Lichtwellen wirkungslos sein sollten, ist sehr unwahrscheinlich. Vielmehr dürften sie eine ganze Summe photochemischer Arbeit leisten.

Der Einfluss der Ernährung. — Ernährungsbezirke.

Wir haben uns eben mit der Bedeutung einer äusseren Kraftquelle befasst. Nunmehr sei der Blick auf eine wichtige innere Bedingung der Form gerichtet, auf die Ernährung. Es handelt sich dabei nicht um die allgemeine Regel, dass zur Erlangung der normalen Gestalt ungestörte Ernährung nötig ist, sondern um den Einfluss örtlicher Ernährung auf die Form der Knolle und den anatomischen Bau. Der Kohlrabi gestattet lehrreiche Versuche zur Entscheidung dieser Frage.

Entfernt man an einer normal gestalteten, jungen, rasch wachsenden Knolle die Blätter der einen Längenseite und schneidet die neu entstehenden auf dieser Seite ebenfalls weg, so entwickelt sich der Körper auf der beblätterten Seite stärker, als auf der gegenüber liegenden; er beschreibt eine Krümmung, durch die der Scheitel nach der blattfreien Seite hinüber geführt wird. Je nach der Dauer und Stärke des einseitigen Wachstums kann er horizontale Richtung erhalten oder selbst

senkrecht nach unten gewandt werden. Figur 7 auf Taf. XVII führt ein Beispiel dieser Art vor Augen. Gewöhnlich ist das Längenwachstum beträchtlich, wie die Figur zeigt; in anderen Fällen war der Körper noch erheblich länger und dabei schlank.

Dem äusseren Bilde der Knolle entsprechen die inneren Verhältnisse. Auf dem Querschnitte gewahrt man, dass der organische Mittelpunkt des Körpers, der ursprünglich mit dem geometrischen zusammenfiel, seinen Ort verändert hat und nunmehr nach der blattlosen Seite verschoben ist. Auf dieser liegen die Bündel ausserordentlich dicht und sind der Mehrzahl nach klein. Nach der blattführenden Seite hin nimmt ihre Zahl allmählich ab, doch werden sie dafür, wenigstens teilweise, grösser. Fig. 1 deutet das Querschnittsbild schematisch an. Die Kreise, Ellipsen und mannigfach gestalteten Figuren geben die Umrisse des kleinzelligen, inhaltreicheren Grundgewebes wieder, das die Bündel umgibt. Diese selbst sind bald quer, bald der Länge nach durchschnitten. Das Markgewebe zwischen den Umrissen ist grosszellig und teilweise schon von mehr oder minder umfangreichen Luftspalten durchsetzt, die in der Zeichnung nicht angegeben wurden. Der hier dargestellte Querschnitt gehörte einer besonders schlanken, hornartig gebogenen Knolle an. Er zeigte die Grenzen des die Bündel umgebenden kleinzelligen Parenchyms so deutlich, dass man sie mit der Kamera wiedergeben konnte.

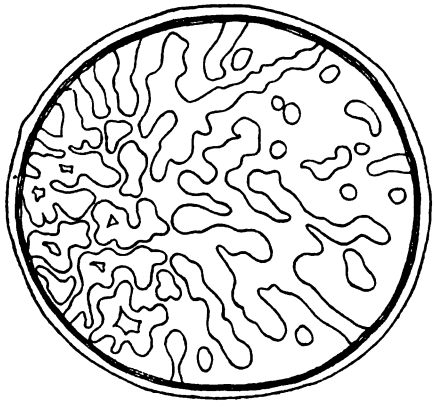


Fig. 1.

Neben der Verschiebung des Mittelpunktes und den damit verbundenen Aenderungen in der Bündelordnung fallen die eben erwähnten Lufträume im Parenchym der konvexen Seite des Markes am meisten ins Auge. Je stärker die Krümmung, um so grösser und zahlreicher sind sie. Es wurden Fälle beobachtet, in denen das Gewebe der stark gekrümmten Region geradezu gekammert war, eine Tatsache, die um so mehr auffällt, wenn man bedenkt, dass das Mark-Parenchym der normalen Knolle bis zum Beginn der zweiten Wachstums-Periode geschlossen bleibt. Sie allein offenbart schon die beträchtlichen inneren

Störungen, die mit der Veränderung der Gestalt unseres Körpers verbunden sind.

Auf der gewölbten Seite der Knolle beobachtet man eine nicht uninteressante Erscheinung: die Verschiebung der Knospen aus der Achsel ihrer Tragblätter. An der normalen Knolle behalten die Knospen auch bei starkem Wachstum des Körpers ihren Ort in der Blattachsel oder dicht über der Blattnarbe. An den sich stark krümmenden Gebilden beschränkt sich nun das Wachstum nicht bloss auf die Internodien, sondern dehnt sich auch bald auf einen Teil der Blattachseln, bald auf alle aus. Daher rückt die Knospe je nach der Stärke des Wachstums mehr oder weniger weit von ihrem Tragblatte weg; die grösste beobachtete Entfernung betrug 1 cm. Der Experimentator hat es also durch das angegebene Mittel in seiner Gewalt, die Achselknospe von ihrem Tragblatte zu trennen.

Noch durch eine zweite Operation kann man das vorhin beschriebene einseitig gesteigerte Wachstum der Knolle hervorrufen. Es tritt ein, wenn man auf der einen Seite des jungen Organs ein keilförmiges Gewebestück entfernt, dessen radiale Tiefe etwa ein Drittel des Knollendurchmessers ausmacht. Die über der Wunde stehenden Blätter sterben nun ab, und es beginnt die unverletzte Seite bald ihre stärkere Entwickelung, durch die wieder der Scheitel von seinem gewohnten Orte verschoben wird.

Eine kleine Veränderung dieses Versuches hatte Erscheinungen zur Folge, die die schon beobachteten nicht unwesentlich ergänzten.

In der basalen Region der jungen Knolle, dicht über dem Träger, wurde ein keilförmig gestaltetes Gewebestück herausgeschnitten, dessen Tiefe annähernd dem halben Durchmesser der Achse gleich kam. Nach einiger Zeit vertiefte man die Wunde und ging endlich in der Entfernung des Gewebes so weit, dass nur noch eine schmale, ungefähr 10 mm breite Brücke des Holzkörpers vorhanden war. Trotz dieses schweren Eingriffes wuchsen die so operierten Knollen, und zwar auffallend kräftig, weiter. Sie bildeten auf der dem Schnitte gegenüber liegenden Seite breite, gewölbte Rücken, während die Unterseiten flach wurden oder sich sogar aushöhlten. Dabei fiel besonders auf, dass die Blätter dieser Seite sich nur sehr wenig entwickelten, jedoch nicht zugrunde gingen. Die grössten dieser kleinen Glieder hatten im ganzen eine Länge von etwa 20 mm; die nächsten waren nur 12,4 mm lang und die folgenden noch kleiner. Ihre Flächen waren gänzlich unentwickelt, die Hälften

nicht ausgebreitet. Der Uebergang von diesen Blättern zu den die beiden Flanken des Körpers einnehmenden war ziemlich unvermittelt. Die nächsten von diesen, noch der unteren Hälfte der Knolle angehörenden, hatten schon 125 und mehr mm Länge und völlig entfaltete Spreiten. Nach dem Rücken hin nahm die Grösse der Organe rasch zu. — Der Kleinheit der Blätter der Unterseite entsprach das Längenwachstum der zugehörigen Achsenteile nicht, es war unverhältnismässig beträchtlicher. Zwischen den ältesten der kleinen Glieder betrug die Entfernung, parallel zur Achse gemessen, 10—12 mm.

Dass die Blätter der Unterseite im Wachstum zurück bleiben, beruht offenbar auf ihrer mangelhaften Ernährung. Ob es sich dabei bloss um ungenügende Wasserzuleitung handelt, oder ob, was wahrscheinlich, dabei noch andere Dinge in Betracht kommen, bleibt einstweilen unentschieden. Auffallend ist jedenfalls die Tatsache, dass die unentwickelten Blätter nicht abgestossen werden, sondern bis in den Herbst erhalten bleiben, und dass die zugehörigen Internodien sich im Verhältnis zu ihnen kräftiger ausbilden.

An stark gekrümmten, auf die eine oder andere Weise entstandenen Knollen kann sich die am höchsten gelegene Achselknospe zu einer Seitenknolle gestalten, die nun den Ort des auf die Seite gewanderten Scheitels einnimmt. An einer solchen Pflanze war dieses Endglied mit breitem Grunde aufgesetzt und so kräftig entwickelt, dass es mit dem Mutter-Organ einen einheitlichen Körper, gewissermassen einen zweiten Scheitel, bildete. Unter den Ursachen, die die Entstehung dieser Seitenknollen bewirken, dürfte die Schwerkraft den ersten Platz einnehmen.

Bisher haben wir ohne weiteres angenommen, dass mangelhafte Ernährung die Ursache sei, weshalb die ihrer Blätter beraubte Seite der Knolle im Wachstum zurückbleibt. Gegen diese allerdings naheliegende Ansicht lässt sich jedoch ein Einwand machen. Das Abschneiden der Blätter bedeutet einen Eingriff in das anatomische System von Spross und Blättern, und es wäre möglich, dass auf dieser Störung allein oder teilweise die mangelhafte Entwickelung der blattfreien Knollenseite beruhte.

Um Klarheit darüber zu erlangen, ob dieser Einwurf begründet sei, wurden zwei Versuche angestellt. Im ersten schnitt man den Blättern der einen Seite die äussere Hälfte oder selbst zwei Drittel der Flächen ab. Die stehenbleibenden Teile erhielten sich, blieben frisch und gesund, der anatomische Zusammenhang zwischen den Blättern

und den Knollen wurde nicht gestört, diese aber erhielten auf der fraglichen Seite nur die Hälfte oder ein Drittel des normalen Nahrungszuflusses. Schon bald zeigte sich die Wirkung der Operation: die Seiten mit den unverletzten Blättern wuchsen stärker und die Knollen begannen sich zu krümmen.

Damit schien die Sache erledigt zu sein. Um aber jedem etwa noch möglichen Einwande zu begegnen, führte man noch einen weiteren Versuch aus. Es wurden die Blattflächen der einen Seite locker mit Stanniol-Blättern umhüllt, so zwar, dass je ein kurzes Ende am Scheitel und an der Basis unbedeckt blieb. So war jede Verwundung unterblieben, die Ernährung der Knollenhälfte aber beträchtlich herabgesetzt. Da das Experiment unter sehr günstigen äusseren Bedingungen angestellt wurde, so gewahrte man den Erfolg schon vom dritten Tage an, zu einer Zeit, in der die bedeckten Blattteile noch völlig grün waren. Später entfärbten sie sich zwar, starben aber während geraumer Zeit noch nicht ab, indes die Knolle sich immer stärker einseitig entwickelte.

Damit war bewiesen, dass das asymmetrische Wachstum der Knollen lediglich durch ungleiche Ernährung der beiden Längenhälften bewirkt wurde.

Wir gelangen somit zu nicht unwichtigen Schlüssen über die nächsten Ursachen der Gestalt unseres Körpers. Seine regelmässige Form beruht nicht auf der Wirkung einer einzigen, das Ganze beherrschenden Ursache, etwa eines Bildungs-Prinzips, sondern auf dem Zusammenwirken äusserer und innerer Bedingungen, unter denen die Ernährung besonders hervortritt. Nur dann erlangt er seine normale Gestalt, wenn er allseitig und gleichmässig durch die Blätter ernährt wird; einseitige Ernährung hat einseitiges Wachstum zur Folge. Jedem Blatte entspricht offenbar im Gewebe der Knolle ein bestimmter Ernährungsbezirk. Nur bei gleichmässiger Ernährung aller Bezirke besteht morphotisches Gleichgewicht, das in der regelmässigen Form des Körpers seinen Ausdruck findet.

Wie aus dem Wachstum der konvexen Seite der gekrümmten Knolle, besonders aus der Wanderung der Achselknospen hervorgeht, vermag das Blatt einen grösseren Bezirk zu ernähren, als den unter gewöhnlichen Verhältnissen zu ihm gehörenden. Aus dieser und anderen, später zu erwähnenden, Tatsachen, sowie aus allgemeinen Erwägungen dürfen wir schliessen, dass es auch an die normale Knolle mehr Nährstoffe ab-

gibt, als sein Bezirk aufzunehmen vermag. Dieses Mehr von Assimilaten kann offenbar nur nach oben und unten, nach dem Stammscheitel und nach der Wurzel, abfliessen, nicht aber nach der gegenüberliegenden Stammseite. Es ist also keine regulierende Ursache vorhanden, die eine gleichmässige Verteilung der Nährstoffe auf alle Bezirke, auch die der blattlosen Seite, bewirkte, eine Tatsache, die um so auffallender erscheint, wenn man erwägt, dass das Mark unserer Knolle von einem reichen Bündelnetze durchzogen ist, welches die Stoffwanderung in ungewöhnlichem Masse erleichtert.

Hat aber einseitige Ernährung einseitig stärkeres Wachstum der Knolle zur Folge, dann dürfen wir erwarten, dass, wenn die Blätter zweier gegenüberliegenden Seiten entfernt werden, die der sich damit kreuzenden dagegen erhalten bleiben, ein Körper von elliptischem Umrisse entsteht. Führt man den Versuch an geeigneten jungen und starken Knollen aus, so tritt der erwartete Erfolg ein. Die mit Blättern besetzten Seiten entwickeln sich rascher, als die blattlosen. So mass, um nur ein Beispiel zu nennen, an einem solchen Körper mit annähernd elliptischem Umriss die grosse Achse 56 mm, die kleine nur 45 mm, Zahlen, die ungefähr in dem Verhältnis von 6,2: 5 stehen. In höherer Region der Knolle, in der keine Blätter mehr entfernt waren, stellte sich der kreisförmige Umriss wieder ein.

An diesen Objekten trat eine Erscheinung auf, die auch sonst an stark verletzten Körpern beobachtet wurde: sie begannen ein gesteigertes Längenwachstum, während das Dickenwachstum langsam abnahm. Wodurch dieses Verhältniss verursacht wird, liess sich bisher nicht feststellen.

Die vorhin besprochenen Versuche erinnern an einen andern, schon früher ausgeführten. Verbindet man mit dem basalen Ende einer von ihrem radiär gebauten Sprosse abgeschnittenen Hauptwurzel der Runkelrübe auf einer Seite ein Zweigreis, so wächst die Knolle unter diesem stark exzentrisch, offenbar auf Grund der einseitigen Ernährung. Auch bei diesem Körper fehlt also ein regulierendes Prinzip, das auf die allseitig gleichmässige Verteilung der Nahrung einwirkte.

Dieser schon vor Jahren ausgeführte Versuch wurde jüngst durch einen weiteren ergänzt, in dem man der Knolle, wie beim Kohlrabi, die Blätter der einen Seite dauernd entfernte. Dadurch wurde auch hier erreicht, dass der Knollenkörper sich einseitig entwickelte; der Unterschied zwischen den beiden Seiten war aber beträchtlich geringer, als

beim Kohlrabi. Vermutlich werden durch den Verlauf der Gefässbündel im Stamminnern die durch die Entfernung der Blätter auf der einen Seite entstehenden Schäden teilweise wieder ausgeglichen. Bei der Ausführung der Pfropfversuche entwickelten sich die beiden Seiten sehr ungleich.

Auch der Kartoffel darf hier erwähnt werden. Lässt man eine Knolle sich in horizontaler Lage an der Erdoberfläche entwickeln, so zwar, dass die untere Hälfte dem Dunkel und der feuchten Erde, die obere dem Tageslichte und der Luft ausgesetzt ist, so wächst jene beträchtlich stärker, als diese; die Knolle erhält asymmetrische Gestalt. Hier werden zwar die beiden Seiten der Knolle von dem leitenden Organ aus anfänglich gleich stark ernährt; allein da die untere Hälfte gegenüber den äusseren Bedingungen günstiger liegt, als die obere, so rafft sie bald die grössere Menge der zufliessenden Assimilate an sich und wächst stärker, als die obere.

Sonach hängt bei den sehr verschiedenen Knollenformen die radiärsymmetrische Gestalt von der gleichmässigen Ernährung ab. Man darf daraus den begründeten Schluss ziehen, dass auch die meisten übrigen Knollen sich ähnlich verhalten.

Im Zusammenhange mit den eben erörterten Versuchen sei hier noch auf eine andere Folge von Ernährungsstörungen hingewiesen.

Entnimmt man im Frühjahr oder Sommer einem Mistbeetkasten oder dem freien Lande Kohlrabi-Pflanzen, deren Knollendurchmesser etwa 4 bis 5 cm beträgt, pflanzt sie mit grossen Ballen in geräumige Töpfe und behandelt sie nach den Regeln, die die Praxis der Gärtner vorschreibt, so werden sie im Wachstum nur wenig gestört; die Knollen setzen ihre Entwickelung in der früher begonnenen Weise fort. Gingen dagegen beim Verpflanzen viel Wurzeln verloren und ist man deshalb genötigt, die älteren Blätter zu entfernen, dann erfährt die Entwickelung beträchtliche Hemmung. Ihr älterer Teil bleibt im Dickenwachstum stehen und nimmt dieses auch dann nicht wieder auf, wenn das Wurzel-System ergänzt und am Scheitel ein neuer Blätter-Apparat entstanden war. Es bildet sich nunmehr ein Längenzuwachs des Körpers, der den Durchmesser des unteren Teiles beibehält, nicht erreicht oder auch übertrifft. Die endlich erlangte Form des Körpers kann daher sehr verschieden sein.

Woher es rührt, dass die Knolle ihr unterbrochenes Dickenwachstum nicht wieder aufnimmt, nachdem neue Ernährungs-Organe erzeugt

worden, vermögen wir nicht anzugeben. Ob die Beschaffenheit des Gewebes, vor allem des Markes, vielleicht auch des Cambiums und der Rinde, sich in dem Sinne verändert, dass es durch die Störung seine Fähigkeit zu wachsen verliert, oder ob der Verlust der Blätter auf der betreffenden Höhe die Ursache ist, wurde bisher nicht entschieden. Nachdem wir die grosse Bedeutung der örtlichen Ernährung des Körpers durch die Blätter erkannt haben, liegt die Annahme nahe, dass der Mangel dieser Organe die fragliche Störung verursacht habe.

Das Platzen der Knollen.

Allgemein bekannt ist das häufig vorkommende Platzen der Knollen. Gewöhnlich sieht man einen oder zwei Risse, die am Scheitel oder in seiner Nähe beginnen und mehr oder weniger weit nach unten verlaufen. Ausserdem entstehen sie seitlich auf beliebiger Höhe. Sie dringen bis zu ungleicher Tiefe ein; es kommt vor, dass der Körper wie in zwei oder mehr Teile gespalten erscheint.

Die Risse kommen, wie sich von selbst versteht, dadurch zu Stande, dass die Oberhaut und der darunter liegende Collenchym-Mantel, denen man den normalen Holzkörper und den radial verlaufenden Teil des Markbündelnetzes als passiv gedehnt wird zuzählen dürfen, der Spannung des Mark-Parenchyms nicht das Gleichgewicht zu halten vermögen. Mit der individuell verschiedenen, stärkeren oder schwächeren Ausbildung dieser Gewebe hängt es offenbar zusammen, dass die einen Körper platzen, die andern nicht.

Der Vorgang lässt sich künstlich leicht herbeiführen. Es genügt, Oberhaut und Collenchym in der Scheitel-Region einer rasch wachsenden Knolle auf kurzer Strecke in vertikaler oder geneigter Richtung zu durchschneiden; dann beginnt die Wunde meist bald zu klaffen und sich nach der Mitte oder selbst dem Grunde der Knolle fortzusetzen. Durch zwei oder drei Schnitte kann man seltsame Gestalten hervorrufen. Eine solche zeigt unsere Figur 4 auf Tafel XX. Sie war dadurch entstanden, dass man zunächst einen Schnitt über den Scheitel führte, der die Spaltung des Körpers in zwei Hälften bewirkte. An beiden machte man in der Mitte je einen kleinen Schnitt, infolge dessen sich jede bis zu etwa halber Höhe wieder in zwei Teile trennte.

Auch ohne Einschnitt wurde das Platzen der Knolle herbeigeführt. Unter der Voraussetzung, dass jede starke Steigerung des Turgor-

Druckes Erfolg haben werde, wurde zunächst eine kräftige Pflanze, nachdem die Erde des Topfes reichlich angefeuchtet worden, unter eine grosse Glocke gestellt. An den zahlreichen Tropfen, die bald von den Blättern ausgeschieden wurden, sah man, dass im Innern der Wasserüberschuss eingetreten war. Allein obwohl der Versuch tagelang dauerte und die Erde des Topfes wiederholt angefeuchtet wurde, platzte die Knolle doch nicht. Eine zweite Pflanze, unter dieselben Bedingungen versetzt, verhielt sich wie die erste.

Das Verhalten der Pflanze entsprach der Erwartung nicht. Offenbar diente die Tropfenausscheidung durch die Blätter als Regulierung für den Wasserdruck im Innern; sie liess keinen Ueberdruck im Parenchym aufkommen. Um diesen herbeizuführen, wurden daher alle Blätter bis auf die den Scheitel umgebenden jüngsten abgeschnitten, die übrige Behandlung der Pflanze aber unverändert gelassen. Zunächst traten noch Tropfen aus der Schnittfläche hervor, allein die Menge des ausgeschiedenen Wassers nahm langsam ab und schon am vierten Tage platzte die Knolle mit einem grossen Risse quer über den Scheitel. An einer zweiten Pflanze, die in derselben Weise behandelt worden war, platzte die Knolle noch etwas früher, als an der ersten, an einer dritten aber erst nach acht Tagen.

Eine weitere Wiederholung des Versuches schien nicht erforderlich zu sein. Aus dem mitgeteilten ersieht man, dass sich das Platzen der Knolle künstlich herbeiführen lässt; aus dem Verlaufe der Versuche mit beblätterten und ihrer Blätter beraubten Pflanzen dürfen wir mit Recht schliessen, dass es auf den Ursachen beruht, die wir als wirksam vorausgesetzt hatten.

Die Regeneration der Knolle.

Experimentelle Untersuchung.

Von den bekannten Wunden wenden wir uns nunmehr zu den Ergänzungsvorgängen, die dann eintreten, wenn man künstlich von der Knolle Teile entfernt.

Es sei mit der Abtragung des Scheitels begonnen. Nimmt man einer jungen Knolle durch einen Querschnitt den Vegetationspunkt mitsamt den ihn umgebenden Blättern, etwa so weit, dass auch die eben aus der Knospe hervortretenden entfernt werden, so vernarbt die Wundfläche und es wird in der Regel an Gewebe soviel ergänzt, als zur Abrundung der Knolle nötig ist. Die Kurven, die man sich über den

oberen Teil des Körpers gelegt denken kann, verlaufen gleichmässig, ohne Störung an den Orten, wo das Wundgewebe sich an die unverletzte Haut ansetzt. In einem mir vorliegenden Falle betrug der Durchmesser der Wundfläche zwischen den beiden jüngsten erhaltenen Blättern gleich nach der Operation 14 mm. Bis zum Abschlusse des Wachstums hatte er sich auf 48 mm, also um das $3^1/_2$fache, vergrössert. Die ganze Knolle war in entsprechender Weise gewachsen. Sie hatte beträchtlichen Umfang erreicht, und dabei ihre geschlossene, gerundete Form behalten. Achselknospen waren nicht entwickelt worden, alle von dem stattlichen Assimilationsapparat erzeugte Nahrung war der Knolle zugeflossen.

Besonders hervorzuheben ist in Hinsicht auf die alsbald mitzuteilenden Tatsachen, dass an dem verletzten Scheitelende der Knolle, wie erwähnt, so viel Gewebe ergänzt wird, als zur Abrundung des Körpers erforderlich ist, dass nicht mehr entsteht, sich nicht etwa eine hervortretende Kuppe bildet.

In unserm nächsten, nun zu erörternden, Versuche entfernen wir nicht bloss die Scheitel-Region, sondern etwa ein Drittel oder selbst die Hälfte der Knolle durch einen glatten Querschnitt, schonen aber dabei die Blätter des bleibenden Teiles möglichst sorgfältig. Bald nach der Operation beginnt die Fläche sich zu wölben; es entsteht ein Gewebekörper, der bis spät in den Herbst hinein wachsen und bedeutenden Umfang erreichen kann. Unsere Figuren 10, 14 und 15 auf Tafel XVI stellen drei besonders ausgebildete Beispiele dar. Gewöhnlich hat der Körper die Form einer oben abgeflachten Kuppe, die ringsum annähernd gleichförmig oder einseitig entwickelt ist. Ihr Querdurchmesser kann beim Wachstum gleichen Schritt mit dem grössten des unteren Teiles halten oder darüber hinausgehen. Im ersten Falle entsteht eine Gestalt, wie die in Figur 14 abgebildete, im zweiten eine solche von breit mützenartigem Umriss (Figur 10). Vereinzelt kommt es auch vor, dass die Mitte der Fläche sich besonders erhebt und einen Hügel bildet. Einmal wurde die in Figur 15 wiedergegebene Form beobachtet. Hier hatte sich der Körper gleichmässig nach oben abgerundet, die Kuppe eine Oberfläche erlangt, die sich mit der des älteren Teiles zu einem Ganzen vereinigte, das einem normalen und unverletzten Körper glich. Eine solche Gestalt legt die Annahme nahe, dass es sich bei den beschriebenen Vorgängen um eine völlige Wiederherstellung des Körpers, um eine restitutio ad integrum handle, die aber in der Regel

nicht vollständig erreicht wird. Die regelmässige Gestalt der Wundkörper, wie sie in unsern drei Figuren wiedergegeben ist, wird nur dann erlangt, wenn die Blätter ringsum ungefähr gleichmässig verteilt sind und die Ernährung dementsprechend allseitig gleichartig ist. Nehmen die Blätter nur eine Seite ein, dann entwickelt sich auf ihr der Wundkörper stärker, als auf der gegenüber liegenden. Unter unsern Kulturen befand sich ein Objekt, das lange Zeit nur durch ein grosses Blatt ernährt wurde und an dem sich über diesem der Wundgewebekörper ganz beträchtlich erhob. Unsere früher gewonnenen Erfahrungen über die Ernährungsbezirke bewahrheiten sich auch hier.

Soll der Wundkörper bedeutenden Umfang erreichen, dann ist die Operation an jungen, rasch wachsenden Knollen von etwa 4—5 cm Durchmesser auszuführen. Nimmt man ältere und grössere zum Versuch, so entsteht gewöhnlich nur ein wenig entwickelter Wulst, oder es unterbleibt dessen Bildung sogar vollständig. Nur ein Beispiel sei angeführt. Anfang August wurde einer Knolle, deren grösster Durchmesser 92 mm betrug, ihr oberer Teil so weit genommen, dass die Wundfläche im Durchmesser 73 mm mass. Sechs stattliche Blätter besorgten in den ersten Wochen nach der Operation die Ernährung, später fünf, dann vier und endlich geraume Zeit nur drei. Nach dem Abschlusse des Wachstums hatte die Knolle einen grössten Durchmesser von 98 mm erreicht, von dem der kleinste nur um 2 mm abwich. Der Durchmesser der Wunde war auf 87 mm gestiegen, die Knolle also in ihrem oberen Teile stark gewachsen, an der Schnittfläche aber fast kein Wulst erzeugt. Nur an einzelnen Stellen der grossen Fläche hatten sich flache Hügel von wenigen Millimetern Höhe gebildet. Wohl zu beachten ist aber, dass es nur auf das Alter der Knolle, auf den damit verbundenen Zustand des Gewebes ankommt, nicht auf die Jahreszeit. Nimmt man im Herbste junge, erst spät gezogene Knollen zum Versuche, so erhält man unter sonst günstigen äusseren Bedingungen umfangreiche Wundkörper. Ja, es gelang sogar noch im November und Dezember, am Fenster des geheizten Zimmers unter der Glocke an solchen Knollen Wundkörper von 15 mm Höhe hervorzurufen.

Den vorstehenden, in der Hauptsache allgemein gehaltenen Angaben lassen wir noch einige besondere über das Wachstum des Wundgewebekörpers folgen.

Wie früher angegeben und an den Figuren zu ersehen, wächst der Durchmesser der Wunde gewöhnlich rascher, als der der mittleren Knollen-

Region. Dieses Verhältnis sei an ein paar Beispielen erläutert.

Zwei junge, in Töpfen gut eingewurzelte Pflanzen wurden ihrer ausgebildeten und in der Entfaltung begriffenen Blätter beraubt, sodann der einen Knolle ihr Scheitelende genommen und nun beide in mässig feuchter Luft unter dem Einflusse des Tageslichtes kultiviert. Die Temperatur war hoch; sie betrug nicht unter 20° und stieg oft bis auf 28° C. Beginn des Versuches am 22. November. — Die Knollen hatten ungefähr kreisförmigen Umriss. Es wurde stets der grösste Durchmesser bestimmt und im Folgenden angegeben; der kleinste wich nur wenig davon ab.

22. November.

Der Durchmesser der operierten Knolle beträgt 65 mm; der der Schnittfläche 46 mm.

Die Knolle der Kontrollpflanze hat einen Durchmesser von 59,5 mm.

25. November.

An der operierten Knolle ist der Durchmesser auf 67,75 mm, der der Schnittfläche auf 55 mm gestiegen. An der Kontrollpflanze hat die Knolle 62,2 mm im Durchmesser erreicht.

3. Dezember.

Die operierte Knolle weist einen Durchmesser von 68,5 mm auf; der der Wunde ist auf 57 mm gestiegen. Der Durchmesser der Knolle der Kontrollpflanze beträgt 65,5 mm. Am 26. November ist an dem Organ ein über den Scheitel laufender Riss entstanden, der oben eine Breite von 14 mm hat.

28. Dezember.

An der operierten Knolle hat der Durchmesser nunmehr 70,3 mm erreicht, der der Wunde ist auf 62,7 mm gestiegen.

Die Knolle der Kontrollpflanze hat einen Durchmesser von 65,7 mm erlangt.

Fortan wachsen die Knollendurchmesser nicht mehr: der der Wunde vergrössert sich noch bis auf 65 mm und verändert sich dann auch nicht mehr. Die Höhe des Wulstes ist nicht bedeutend: sie beträgt 11 mm.

In einem anderen Versuche, der am 2. November begann, hatte die Knolle einen grössten Durchmesser von 70,25 mm. Ihr wurde der obere Teil mit einer mittleren Höhe von 12 mm genommen; der Durchmesser der Wunde betrug 53 mm. Es blieben drei grosse ernährende Blätter erhalten. Die äusseren Bedingungen waren wie im vorigen Ver-

suche. Nach einem Monat, am 3. Dezember, war der Durchmesser der Knolle auf 79,7 mm, der der Wund-Region auf 72,5 mm gestiegen.

Nach zwei Monaten hatte sich der Durchmesser der Knolle nicht mehr, der der Wunde aber noch bis auf 75,7 mm vergrössert. Die Höhe des Wundkörpers betrug 16 mm.

In einem dritten Versuche, der zu derselben Zeit und unter denselben Bedingungen angestellt wurde, hatte die Knolle am Tage der Operation 62 mm, die Wunde 47 mm im Durchmesser. Auch hier waren drei grosse ernährende Blätter vorhanden.

Nach zwei Monaten hatte sich der Durchmesser der Knolle auf 73 mm, der der Wunde auf 71,25 mm vergrössert. Der Höhe nach mass der Wundkörper 15 mm.

Eines letzten Versuches endlich sei gedacht, in dem es sich darum handelte, die Wachstumsschnelligkeit des Wundkörpers in senkrechter Richtung zu bestimmen. Der Versuch wurde am 19. Oktober eingeleitet. Die Knolle behielt vier grosse Blätter. Die äusseren Bedingungen waren sehr günstig, die Temperatur bei Tag und Nacht hoch.

Schon am Tage nach der Operation sah man die Kuppe des Wundkörpers sich bilden. Am dritten Tage hatte sie, wie eine möglichst genaue Messung ergab, 3 mm Höhe erlangt, war also täglich annähernd um 1 mm gewachsen. — Nach vierzehn Tagen wurde der Versuch beendigt. Die flache Kuppe des Wundkörpers war etwas einseitig entwickelt, ihr höchster Durchmesser betrug nunmehr 9 mm. Auf den Tag kam somit ein Wachstum von durchschnittlich $^9/_{14}$, also fast von $^3/_5$ mm. In der ersten Zeit betrug es, wie wir gesehen, 1 mm, dann hat es offenbar langsam abgenommen und mag zuletzt auf 0,5 mm gesunken sein.

Dass bei der Beendigung des Versuches in der Knolle noch beträchtliche Spannung vorhanden war, lehrte die Tatsache, dass, als man einen radialen Längenschnitt ausführte, die Wunde sich alsbald bis zu einer Breite von 2,5 mm öffnete.

Aus den eben besprochenen Versuchen geht hervor, dass das Wachstum der operierten Knolle in der Nähe der Wunde sehr beträchtlich ist. Es kann unter günstigen äusseren Bedingungen in den ersten Tagen nach der Operation in radialer Richtung bis zu 3 mm, in vertikaler 1 mm täglich betragen.

Weiter ergibt sich, dass die verwundete Knolle zwar noch im ganzen an Umfang zunimmt, dass sich aber das Gewebe in der Nähe der

Wundfläche am stärksten entwickelt. Der radiale Durchmesser dieser Fläche, d. h. das unter ihr und später auch das über ihr gelegene Gewebe wächst erheblich schneller als der Durchmesser der Knolle. Dies kann soweit gehen, dass der anfänglich zwischen beiden vorhandene meist grosse Unterschied nicht nur ausgeglichen wird, sondern dass der Wundkörper sogar grösseren Umfang annimmt, als die Knolle auf ihrer ursprünglich mittleren Höhe.

Aus allem Angeführten erhellt von neuem, wie bedeutungsvoll die Spannung des Markgewebes der Knolle sowohl für die uns hier beschäftigenden Vorgänge, wie für das normale Wachstum des Körpers ist.

Die bisher erörterten Verwundungen wurden senkrecht zur Längenachse des Körpers ausgeführt. Wir gelangen nun zu denen, in welchen die Schnitte parallelen Verlauf zur Längenachse haben.

Entfernt man an einer jungen Knolle in ihrer mittleren oder oberen Region peripherische Gewebeplatten, die einen grössten radialen Durchmesser von 5—10 mm haben, so kann das fehlende Gewebe annähernd ersetzt, aber die Lücke auch nicht völlig ausgefüllt werden, ja es kommt vor, dass am Orte der Wunde eine kleine Vertiefung entsteht. Schneidet man aber grössere Teile der Knolle weg, solche, deren radialer Durchmesser etwa ein Drittel des ganzen Körpers beträgt, dann treten bedeutende Störungen ein. Die über der Wunde stehenden grösseren Blätter sterben ab, wodurch die Ernährung dieser Seite gehemmt wird. Die gegenüberliegende unverletzte Seite wächst, wie schon angegeben, stärker und der Körper krümmt sich. Die Wunde vernarbt, aber die Lücke bleibt meist unverändert; das sie umgebende Gewebe wächst nur wenig. Die Ergänzung der verletzten Knolle in radialer Richtung ist sonach ungleich geringer, als die in vertikaler. Nach den Erfahrungen, die wir früher über die Ernährungsbezirke der Blätter gewonnen haben, ist dies durchaus verständlich.

Wir gehen nun einen Schritt weiter und trennen die Knolle durch einen senkrecht verlaufenden Schnitt in zwei annähernd symmetrische Hälften; der Schnitt treffe das ganze Knollengewebe und endige erst über dem unteren Stammstücke. Man darf erwarten, dass jetzt die beiden Hälften einseitig wachsen und sich krümmen, die eine gegen die andere. Dies geschieht in der Tat fast immer dann, wenn man Knollen zum Versuche anwendet, deren vertikale Achse kurz bleibt, und die überwiegend in die Dicke wachsen. An ihnen krümmen sich

die beiden Hälften, bis ihr medianer Durchschnitt halbmondförmige Gestalt erlangt hat, ein Verhalten, das sich als das der Regel entsprechende dürfte bezeichnen lassen. Daneben kommt es aber auch vor, dass die Hälften sich nur wenig krümmen, ihre Schnittflächen beinahe gerade bleiben. Offenbar beruht dies darauf, dass das Wachstum der beiden Seiten einer Hälfte sich gegenüber dem des Rückens stärker geltend macht, ein Umstand, für den sich jedoch keine Erklärung geben lässt. — Endlich kann nicht nur die Krümmung unterbleiben, sondern die Schnittfläche selbst sich in ihrem oberen und mittleren Teile etwas vorwölben. — Soviel über das Wachstum der Hälften im ganzen; wir haben nun noch einen Blick auf die Schnittflächen zu werfen. Um unten zu beginnen, so erweist sich zunächst das bündelfreie Wassergewebe als sehr empfindlich. Seine Wunde vernarbt schwer, wächst nicht und geht leicht in Fäulnis über, wenn sie beim Giessen oder infolge Regens mit Wasser in Berührung kommt. Um die Zersetzung zu vermeiden oder doch zu verzögern, wurde die Wundfläche mit einer starken Schicht feinen Pulvers von Holzkohle überzogen. Die nun folgende Region des bündelführenden Markgewebes ist widerstandsfähiger, vernarbt schnell, wächst aber bis zu etwa halber Höhe der Knolle nicht oder nur wenig. Darüber nimmt die Entwickelung allmählich zu und erreicht den Höhenpunkt im Bereich des jüngsten Teiles des Organs, nahe dem oberen Rande; hier kann selbst ein wulstartiger Körper entstehen. — War bei der Operation der Schnitt neben dem Vegetationspunkte hergegangen, so erfährt die mit ihm versehene Seite wegen der rascheren Blattbildung einen Vorzug, der jedoch in allen beobachteten Fällen nicht gross war. Fast immer zeigt sich an den Hälften die Neigung, aus oberen Achselknospen kurze, knollig anschwellende, mit Blättern besetzte Glieder zu bilden.

Neben der Zweiteilung der Knolle wurde auch deren Vierteilung vorgenommen, in der Art, dass jede Hälfte noch einmal durch einen bis auf den Träger reichenden Schnitt in etwa gleiche Teile gespalten wurde. An diesen Teilstücken, die bei sorgfältiger Behandlung der Objekte stets erhalten blieben, gewahrte man die an den Hälften beobachteten Erscheinungen. Alle krümmten sich einwärts, die einen stärker, die andern schwächer. Das Wassergewebe an der Basis und die darüber liegenden Wundflächen verhielten sich wie die an den halbierten Knollen. Stets entwickelte sich das Scheitelende am stärksten, und die durch die Operation erzeugten beiden geraden Schnittflächen wölbten sich dabei

mehr oder weniger weit. Jedes Stück offenbarte deutlich das Streben nach Abrundung und würde ohne Zweifel kreisrunden Querschnitt erlangt haben, wenn nicht der Winter das Wachstum unterbrochen hätte. Es machte dabei keinen Unterschied, ob das Stück von unten bis oben mit Blättern besetzt war oder ob diese nur dicht unterhalb des Scheitels standen; je nach der Zahl der Blätter waren nur die Ränder der Teile etwas verschieden.

Die eben beschriebenen Vorgänge beobachtet man, wie angegeben, an Knollen mit überwiegendem Dickenwachstum. Hat das Organ dagegen Neigung, mehr in die Länge zu wachsen, dann verläuft die Regeneration gewöhnlich anders. Es entwickelt sich bei der Spaltung der Knolle in zwei Hälften das Gewebe der Wundfläche zu einem bald kleineren, bald mächtigeren Wulste, dessen radialer Durchmesser dem der Knollenhälfte, aus der er hervorgegangen, gleichkommt oder ihn sogar übertrifft. Der Wundgewebekörper kann dicht über dem unteren bündelfreien Wassergewebe beginnen, von da an zunehmen, bis er auf halber Höhe des Organs und etwas darüber seine grösste Stärke erreicht, und nun nach dem Scheitel hin wieder abnehmen. Oder es kann etwa das untere Drittel der Wundfläche nicht wachsen und erst die mittlere und obere Region hervortreten, — Verschiedenheiten, die zweifellos mit dem Alter zusammenhängen, das die Knolle zur Zeit der Operation hatte. Je nach der Stärke des Wundkörpers krümmt sich nun die Knollenhälfte mehr oder weniger weit nach aussen, und bei kräftigem Wachstum platten sich die berührenden Flächen ab oder wölben sich und treiben die Hälften auseinander.

Wir wollen nun den Versuch, die Knolle in zwei Hälften zu teilen, dahin abändern, dass wir die eine von ihnen ganz entfernen. Es kann die Operation so ausgeführt werden, dass der Schnitt über der Mitte des Trägers endigt, oder dass er in geringer Höhe über diesem seitlich verläuft und die erhaltene Hälfte somit über der ganzen Querschnittsfläche der tragenden Achse steht. Bei dieser Versuchsform ist die Ernährung der Knollenhälfte etwas günstiger als bei jener, doch wiesen die auf die eine oder andere Art behandelten Objekte keinen grossen Unterschied in der Entwickelung auf. Alle zeigten gesteigertes Längenwachstum, verhielten sich aber sonst verschieden. Die einen bildeten grosse Wundkörper von der Gestalt, die im vorigen Versuch beschrieben wurde, und krümmten sich dabei stark nach aussen. Ein solches Objekt ist in Fig. 1 auf Taf. XIX abgebildet; es war dies das am meisten

gekrümmte. Bei anderen war auch bei kräftiger Wulstbildung die Krümmung geringer und andere endlich blieben ganz gerade. An diesen, den sich nicht krümmenden, entwickelte sich die obere Region am stärksten, vor allem dann, wenn die Hälfte den primären Scheitel behalten hatte. An solchen Objekten näherte sich der elliptische Umriss der Knolle nach oben mehr und mehr der Kreisform. So hatte, um ein Beispiel anzuführen, an dem kräftigsten dieser Objekte der Körper in der Tiefe von 15 mm unter der oberen Grenze der Wundfläche einen Querschnitt, der eine grosse Achse von 93 mm, eine kleine von 66,5 mm besass. In der Höhe von 20 mm über der Wundfläche standen die beiden Achsen schon in dem Verhältnis von 54 mm zu 43 mm, und weiter oben rundete sich der Körper noch mehr ab.

Ueberblickt man alles, was über das Wachstum der durch Längenschnitte operierten Knollen gesagt wurde, so ergeben sich nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten. Diese beruhen teilweise gewiss auf den schon angegebenen Ursachen, auf der Wachstumsweise der Knollen und auf ihrem Alter. Höchst wahrscheinlich aber kommen daneben noch andere innere Bedingungen ins Spiel, individuelle Verschiedenheiten, die mit den einzelnen Knollen gegeben sind und sich vorläufig der Erforschung entziehen.

Wiederholt wurde während der Untersuchung die Frage aufgeworfen, ob zwischen den beiden, durch einen medianen Längenschnitt getrennten Hälften einer Knolle eine Wachstums-Korrelation bestehe. Da beide auf dem gemeinsamen Träger stehen, so wäre eine innere Wechselbeziehung unter ihnen wohl denkbar. Die Vergleichung solcher zwei Hälften mit den einzeln stehenden verlieh jedoch der Annahme keine Stütze. Es schien vielmehr, als handle es sich stets nur um ein einfaches Ernährungsverhältnis zwischen dem unteren Stammstücke und den beiden Hälften, und es entwickele sich jede Hälfte, gleichviel ob einzeln oder in Verbindung stehend, unabhängig nach den ihr eigenen Gesetzen.

Auch der Umstand wurde ins Auge gefasst, wie sich an den operierten Objekten die Ernährungsbezirke der Blätter verhalten. Da, wo die Schnittflächen keine Wülste bilden, werden die Bezirke den in der normalen Knolle herrschenden im wesentlichen gleich sein. Erzeugt aber der Körper einen grossen Wulst und krümmt er sich nach aussen, dann müssen die Ernährungsbezirke offenbar ihre Gestalt verändern. In der unversehrten Knolle liegt das Maximum der Ernährung und

des Wachstums in den äusseren Teilen der Knolle und jedem Blatte entspricht, wie wir früher gesehen, eine bestimmte Region. An den durch Längenspaltung des Körpers entstandenen Hälften mit grosser Wulstbildung wächst die in Beziehung auf das Blatt innere Region am stärksten. Hier muss sich also die Form des Ernährungsbezirkes verändern. Welche Gestalt er im einzelnen annimmt, lässt sich nicht sagen. Wie früher angegeben, entwickeln sich die durch Entfernung des oberen Knollenteiles entstehenden grossen Wülste einseitig stärker, wenn die Blätter nur eine Seite einnehmen. Daraus darf man schliessen, dass auch für den sich regenerierenden Körper die allgemeinen Regeln gelten, die für den unverletzten abgeleitet wurden. Daneben aber sind offenbar kompensatorische Vorgänge wirksam, welche durch die schweren Verwundungen des Körpers ausgelöst werden und in die uns der Einblick einstweilen versagt ist.

Die histologischen Vorgänge.

Bevor wir uns mit den Vorgängen der Gewebebildung in den im vorigen beschriebenen Wundkörpern befassen, gedenken wir kurz der mancherlei Erfahrungen, die von verschiedenen Beobachtern über die Regeneration von Geweben an Wundflächen gewonnen worden sind. Indem wir hinsichtlich aller Einzelheiten auf die Arbeiten *Tréculs* [1]), *de Vries'* [2]), *Stolls* [3]), *Knys* [4]), *Mäules* [5]), *Massarts* [6]) des Verfassers u. A., sowie auf zusammenfassende Behandlung des Gegenstandes in den Pathologien *Franks* [7]) und *Sorauers* [8]) und in der pathologischen Ana-

---

1) *Trécul, A.*, Accroissement des Végétaux dicotylédonés ligneux, reproduction du bois et de l'écorce par le bois décortiqué. Annales des Sciences naturelles. III. Série. Botanique. T. XIX. Paris 1853. p. 15 ff. et p. 257. — Nouvelles observations relatives à l'accroissement en diamètre des arbres dicotylédonés. Ann. d. Sc. nat. III. Série. T. XX. Paris 1853, p. 197 ff.

2) *Vries, H. de*, Ueber Wundholz. Flora, Jahrg. 59. Regensburg 1876. S. 2 ff.

3) *Stoll, R.*, Ueber die Bildung des Kallus bei Stecklingen. Botanische Zeitung 1874. S. 737 ff.

4) *Kny, L.*, Ueber künstliche Verdoppelung des Leitbündel-Kreises im Stamme der Dicotyledonen. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin vom 19. Juni 1877. Sep.-Abdr.

5) *Mäule, C.*, Der Faserverlauf im Wundholz. Bibliotheca botanica, Heft 33, Stuttgart 1895.

6) *Massart, J.*, La Cicatrisation chez les Végétaux. Bruxelles 1898.

7) *Frank, A. B.*, Die Krankheiten der Pflanzen. Zweite Auflage. Breslau 1895. 1. Bd. S. 24 ff.

8) *Sorauer, P.*, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 2. Aufl. Berlin 1886. I. S. 533 ff.

tomie *Küsters* [1]) verweisen, heben wir hier nur das folgende für uns Wichtige hervor.

Bei aller Regeneration von Geweben, bei jeder Wundheilung handelt es sich zunächst darum, ob der verletzte Körper oder Körperteil noch wachstumsfähige Zellen führt oder nicht. Nur wenn diese vorhanden sind, ist Heilung möglich. Daraus erhellt ohne weiteres die Bedeutung des Alters und Gesundheitszustandes des verwundeten Körpers für den Heilungsvorgang.

Im Bereich der regenerationsfähigen Zone haben wir zwei Teile zu unterscheiden: einen, in dem das Längenwachstum völlig oder nahezu vollendet, und einen zweiten, in dem die Längenstreckung noch stark ist; zu diesem gehört der Scheitel. Wie sich von selbst versteht, gehen die beiden Teile in einander über.

Wir richten den Blick zunächst auf die Vorgänge im ersten Teile, und behandeln holzige und krautige Pflanzen gesondert, obwohl zwischen beiden keine scharfe Grenze vorhanden ist.

Wird an holzigen Gewächsen die Rinde in irgend einer Weise verletzt, so entsteht in dem an die Wunde grenzenden Teil Phellogen und durch dieses eine die Wundfläche abschliessende Korkschicht. Reicht die Verwundung bis zur Cambial-Region, so bildet sich, wenn störende äussere Einflüsse ferngehalten werden, zunächst Wund-Parenchym, sodann in seiner äusseren Grenze wieder eine Korkschicht. Später wird in wechselnder Entfernung von der Oberfläche Cambium erzeugt, das nun die Elemente des Wundholzes hervorbringt; an diese schliessen sich dann mit allmählichen Uebergängen die normalen Zellenformen des Holz- und Bastkörpers.

Bei krautigen Stengeln und Wurzeln bildet sich in den unverletzten Zellen unter der Wundfläche zuerst ebenfalls Kork, und es kann sich die Wundheilung darauf beschränken. An rasch wachsenden Organen entsteht, wenn die Verwundung die Cambial-Zone oder in Stengeln selbst das Mark, in fleischigen Wurzeln das innere Gewebe trifft, unter der schützenden Korkhülle eine Cambium-Schicht, die nun das Dickenwachstum vermittelt.

Das, was regeneriert wird, ist also, streng genommen, Phellogen, wenn es bei der Verwundung verloren ging, und Cambium. Sind diese wiedererzeugt, so gehen aus ihnen in bekannter Weise ihre Produkte hervor. Nicht regeneriert wird dagegen die primäre Rinde und ihr Ab-

1) *Küster, E.*, Pathologische Pflanzen-Anatomie. Jena 1903. S. 8 ff.

schluss nach aussen, die Epidermis. Soweit uns bekannt, wurde bisher niemals an Pflanzenteilen mit vollendetem Längenwachstum die Regeneration der Oberhaut beobachtet. Man sehe besonders darüber die Angaben *Tittmanns* [1]), dessen Versuche, wie die früheren, ein verneinendes Ergebnis lieferten.

Damit gelangen wir zum zweiten Teile der regenerationsfähigen Zone, in der das Längenwachstum stark ist, vor allem zum Scheitel selbst. Die eingehendsten Untersuchungen hierüber liegen für die Wurzel vor.

Wie *Prantl* [2]) zuerst feststellte, werden am verletzten Wurzelscheitel alle Gewebe neu erzeugt, und zwar gehen die sich neu bildenden Gewebe-Systeme nicht ausschliesslich aus den gleichnamigen Systemen des verletzten Stückes hervor, „sondern bilden sich ohne Rücksicht auf die Abstammung der hiezu verwandten Zellen und in Beziehung zum Aufbau des Regenerationsproduktes". „Bei der vollkommenen Regeneration bildet sich die neue Epidermis aus der früheren Epidermis, dem Rindengewebe und dem Fibrovasalkörper. Nur der Fibrovasalkörper ist seiner zentralen Lage zufolge gleichnamigen Ursprunges."

Die Beobachtungen *Prantls* bestätigte *Lopriore* [3]) und führte sie weiter aus. An den der Länge nach gespaltenen Wurzeln werden alle Gewebe, auch die Epidermis, ersetzt, doch nimmt die Regenerations-Fähigkeit mit wachsender Entfernung vom Scheitel ab.

Weitere eingehende Untersuchungen über denselben Gegenstand nahm *Simon* [4]) vor. Hinsichtlich der Epidermis hebt er hervor, dass sie stets nur aus Rindengeweben entstehe.

Endlich wurde die Regeneration des Wurzelscheitels noch einmal nach allen Richtungen verfolgt von *Němec* [5]).

So die Wurzel. Ueber die nach Verletzungen des Stammscheitels erfolgenden Heilungsvorgänge liegt, soweit dem Verfasser bekannt, nur

---

1) *Tittmann, U.*, Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms, der Epidermis, des Wachsüberzuges und der Cuticula einiger Gewächse. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Herausg. v. Pfeffer u. Strasburger. XXX. Bd. Berlin 1897. S. 127.

2) *Prantl, K.*, Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes der Angiospermenwurzel. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, herausgegeben von Sachs. I. Bd. Leipzig 1874. S. 546 ff.

3) *Lopriore, G.*, Ueber die Regeneration gespaltener Wurzeln. Abhandlungen der K. Leop. Carol. D. Akademie der Naturforscher, 66. Bd., Halle 1896. S. 211 ff.

4) *Simon, S.*, Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrbücher f. wissensch. Botanik, XL. Bd., Leipzig 1901. S. 103 ff.

5) *Němec, B.*, Studien über die Regeneration. Berlin 1905. S. 27 ff.

eine Untersuchung vor, welche im Göttinger Institut von *Peters*[1]) ausgeführt wurde. Die von diesem Autor angewandte Operation bestand darin, dass Endknospen junger Pflanzen des Helianthus annuus und des Polygonum cuspidatum von oben mit einer feinen Lanzette angestochen wurden. An den Helianthus-Knospen bildeten die Wundflächen zunächst einen Callus. Daraus entwickelte sich an Scheiteln, die vor der Anlage der Köpfchen verletzt waren, die verlorene Hälfte des Vegetationspunktes. War die Operation nach der Anlage des Köpfchens ausgeführt worden, so wurden nur Zungenblüten und die obersten Deckblätter regeneriert. Als man im Herbst die Gewebe untersuchte, fand sich, dass in der oberen Region alle normal regeneriert waren: die Epidermis, die Rinde mit dem Collenchym und der Bündelring. „Die meristematische Stammkuppe, aus welcher im normalen Entwickelungsgange noch Organe und Gewebe sich bilden, regeneriert am besten. Normale Organe und Gewebe können aus ihr neugebildet werden. Auch aus der obersten, bereits differenzierten, aber noch stark gerbstoffhaltigen Partie des Markes können normale Gewebe wieder erzeugt werden. Die Regenerationsfähigkeit nimmt von oben nach unten und ferner vom Umfange nach der Mitte des Körpers ab, eine Tatsache, die in der Form der Gewebe deutlich zum Ausdruck kommt. So schwinden in der Epidermis allmählich Borsten, Haare und Spaltöffnungen."

Soviel aus den Untersuchungen *Peters*. Die Entwickelung der Gewebe wurde darin, abgesehen von der des „Primärcallus", nicht verfolgt. Darauf und auf dem Umstande, dass erläuternde Abbildungen fehlen, — aus den beigegebenen kleinen Photographien kann man nur wenig entnehmen, — mag es beruhen, dass die Arbeit bisher nur geringe Beachtung gefunden hat.

Nach dem Angeführten dürfen wir schliessen, dass sich der Spross und der Wurzelscheitel ähnlich verhalten: beide sind im stande, nach Verletzungen alle Gewebe neu zu erzeugen. Diese Fähigkeit nimmt vom Scheitel aus allmählich ab, bis endlich die für den zweiten Teil angegebenen Verhältnisse eintreten.

Für die Wundflächen im allgemeinen ergibt sich nach allem die Regel, dass unter ihnen Meristeme erzeugt werden. Wie immer auch

1) *Peters, Leo*, Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei Helianthus annuus und Polygonum cuspidatum Sieb. et Zuccar. Göttinger Inaugural-Dissertation. 1897. S. 46 ff. und 52 ff.

der Zusammenhang sein möge, man darf annehmen, dass die Oberfläche in irgend einer Verbindung mit dem Meristem stehe. Diesen Gedanken verfolgte *Bertrand*[1]) und gelangte zu seiner: „Loi des surfaces libres", in der ausgesagt wird, dass jede freie Oberfläche die Bildung einer „Zone génératrice" zur Folge habe. Unter „surface libre" versteht *Bertrand* die Oberfläche des Pflanzenkörpers, die Umgrenzung innerer Höhlen, abgestorbener Gewebe, Wundflächen u. s. w. Zur „Zone génératrice" gehört auch das Phellogen.

Auf Grund eigener Untersuchungen hatte ich[2]) unabhängig von *Bertrand* eine allgemeine Regel über die Beziehungen der Oberflächen zur Cambium-Bildung aufgestellt, die der „Loi" *Bertrands* ähnlich ist, sich aber auf das Cambium beschränkt. Doch wies ich schon damals darauf hin, dass man sich wohl vor der Annahme zu hüten habe, alle Cambium-Bildung sei an Oberflächen gebunden. Den als Ausnahmen genannten Beispielen fügen wir heute die Markbündel des Kohlrabi bei, weisen aber vor allem auf eigentümliche Formen von Cambium-Erzeugung hin, die wir experimentell hervorrufen, und die zeigen werden, dass der Ort und die Entstehung des Cambiums von vorläufig gänzlich unbekannten Gesetzen abhängt. Wohl aber stimmen mit der Oberflächen-Regel die Vorgänge überein, die wir an den Schnittflächen unserer Kohlrabiknollen beobachten. Hier entstehen unter den freien Oberflächen Phellogen und Cambium, zwischen beiden aber ein Gewebe mit allen Eigenschaften der primären Rinde. Diesen Gewebe-Regenerationen wenden wir uns nunmehr zu.

Wie das äussere Bild der Wundfläche erwarten lässt, verhält sich das Gewebe in den verschiedenen Regionen der Knolle ungleich. Am deutlichsten zeigt dies eine der Länge nach halbierte Knolle. Das basale Wassergewebe bringt es höchstens zur Bildung einer dünnen Korkschicht, ist aber sonst nicht wachstumsfähig. In der darüber gelegenen untern bündelführenden Region wird die Korklage kräftiger, das von ihr umhüllte Gewebe bleibt aber noch ganz oder doch so gut wie untätig. Erst etwa von mittlerer Höhe der Knolle an beginnt in diesem ein regeres Wachstum, das sich bis zur oberen Grenze der Wundfläche

1) *Bertrand, C. Eg.*, Loi des surfaces libres. Comptes rendus. T. 98, Paris 1884, p. 48 ff.

2) *Vöchting, H.*, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Nachrichten v. d. Königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen vom Jahre 1889. S. 402 ff. Weiter ausgeführt in der Arbeit über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892. S. 145 ff.

beständig steigert. Diese Verhältnisse sind stets im Auge zu behalten.

Jeder Schnitt, gleichviel wie er geführt wird, trifft der Hauptsache nach Parenchym, ausserdem aber in sehr verschiedener Richtung die darin verlaufenden Leitbündel. Wir befassen uns zunächst mit dem Mark-Parenchym, dem für uns wichtigsten Teile.

Die erste und einfachste Veränderung der Markzellen an der Schnittfläche besteht darin, dass die äusseren eine dünne Korklage bilden, die darauf folgenden lediglich ihre Wände etwas verdicken, sich aber nicht teilen. Die Veränderung gewahrt man leicht daran, dass an ihnen die Tüpfelfelder deutlicher hervortreten, als an den gewöhnlichen Markzellen. Einzelne unter den äusseren Zellen nehmen auch schon sklerenchymatische Eigenschaften an, doch bleibt die Wanddicke und die Zahl dieser Elemente noch gering. Hier liegen also einfache Metaplasien vor. — In diesem Zustande verharrt das Gewebe; man findet es im Frühling und Sommer des zweiten Jahres noch unverändert.

Auf der nächst höheren Entwickelungsstufe wachsen und teilen sich die Zellen unter dem Korke bald träge, bald lebhafter. Die Teilungszone ist von wechselndem Durchmesser; dieser kann bis zu sechs Zellen und selbst noch mehr umfassen. Die Bilder, die sie im ganzen bietet, sind verschieden. Am häufigsten gewahrt man solche, wie deren eines in Figur 14, Taf. IV wiedergegeben ist, jedoch dadurch abweichend, dass meist noch keine Cambium-Anlage vorhanden ist. Hier tritt der Umriss der einstigen Markzellen an der Wandstärke deutlich hervor. Man sieht, wie die Elemente in radialer Richtung gewachsen sind und sich dabei vielfach geteilt haben. Die Wände sind im allgemeinen senkrecht zu dieser Richtung orientiert, zeigen aber häufig etwas ungewöhnlichen Verlauf; auch ist die Grösse und Form der jungen Zellen sehr ungleich — Verhältnisse, die deutlich auf die anomale Natur des ganzen Vorganges hinweisen. In anderen Fällen heben sich in dem Teilungsgewebe die Umrisse der Markzellen nicht in dem Masse ab, wie in dem eben beschriebenen; die Teilungen und die Form der Elemente sind aber im wesentlichen dieselben. Cambium wird hier noch nicht erzeugt. Von den durch die Teilung entstandenen Elementen wird ein Teil wieder zu Sklerenchymzellen. Zuweilen haben diese jedoch eine Form, welche annehmen lässt, dass sie direkt aus einzelnen ungeteilten Markzellen hervorgegangen seien. Sklerenchym-Elemente bilden sich ferner als Phelloderm neben dünnwandigen Zellen; sie können einzeln oder in kurzen radialen Reihen auftreten.

Auf noch höherer Stufe geht aus der beschriebenen Teilungszone und zwar an ihrer inneren Grenze Cambium hervor, das durch die Form seiner Zellen alsbald auffällt (Taf. IV, Fig. 14, Taf. V, Fig. 2 bei c). Es kann auf früher Bildungsstufe stehen bleiben oder sich weiter entwickeln. Geschieht dies, so hebt sich die Zone bald scharf von dem umgebenden Gewebe ab, und es entstehen auf seiner Aussenseite die ersten kleinen Gruppen von Weichbast-Elementen (Taf. V, Fig. 1 bei s).

Als letzte und höchste Entwickelungsstufe unserer peripherischen Gewebezone ist nun die zu bezeichnen, in welcher aus ihr eine, soweit es die elementare Zusammensetzung betrifft, vollkommene Rinde hervorgeht. Sie wird da erzeugt, wo das gesamte Wachstum des Wundkörpers beträchtlich ist; besonders wurde sie im oberen Teile der Flächen beobachtet, die nach der medianen Spaltung der Knolle in zwei Hälften entstanden waren, an Orten also, wo das Gewebe zur Zeit der Operation noch jung und die Ernährung von den nahestehenden Blättern aus günstig war.

In ihrer vollkommensten Form hat diese regenerierte Rinde folgenden Bau. Unter der Korkschicht liegt entweder alsbald Collenchym oder zunächst eine aus kleinen chlorophyllhaltigen, parenchymatischen Zellen bestehende Schicht, auf die dann Collenchym folgt. Daran schliesst sich eine chlorophyllführende Zellenzone und hieran wieder Collenchym. Dieses gleicht in allen Eigenschaften, in der Gestalt der Zellen, in deren Wanddicke, in der Form der Tüpfelfelder, in den Interzellularen u. s. w. dem Collenchym der normalen primären Rinde der Knolle. Man vergleiche Figur 23 auf Taf. IV, die einen Längenschnitt darstellt, ferner die Figuren 22 und 24, die Tüpfelplatten und Figur 21, die einen Interzellular-Raum mit den Pectinstäbchen und einen Wanddurchschnitt mit Tüpfelfeldern wiedergibt. Unter dem Kork gewahrt man einzeln oder in kleinen Gruppen liegend Sklerenchymzellen, deren Entstehung schon erwähnt wurde. Weiter finden sich diese Elemente, ebenfalls einzeln oder in Gruppen, im Bereiche des Collenchyms, sowohl im äussern wie im innern. Die innere Rinde weist weiter neben dem Sklerenchym, mit diesem durch alle Uebergänge verbunden, echte Bastzellen auf. Die Figuren 13, 26, 28 und 29 auf Taf. III und 1, 2, 6, 7, 8 und 9 auf Taf. IV führen eine Reihe solcher Bildungen vor Augen. Die erste Form (Fig. 13, Taf. III) ist noch eine parenchymatisch gestaltete Zelle mit zwei kleinen Auswüchsen; die folgende (Fig. 26, Taf. III) hat einen langen, mit zackigen Fortsätzen versehenen Ast erzeugt; die in Figur 2, Taf. IV wiedergegebene

zeigt drei solcher Fortsätze; auch in den Figur 28 und 29, Taf. III dargestellten Fällen lässt sich der parenchymatische Ausgangspunkt noch erkennen, bei den darauf folgenden aber treten die Eigenschaften echter Bastzellen mehr und mehr hervor. An die bisher beschriebenen Formen erinnern noch zackige Fortsätze, gabelförmige Enden u. dgl. (Fig. 8, 9 und 6, Taf. IV). Als Schlussglieder der Reihe treten endlich die reinen Bastzellen auf (Fig. 1 und 7, Taf. IV). Sie bilden gewöhnlich Gruppen, die von Uebergangsgebilden zu den parenchymatischen Sklerenchymzellen umgeben werden.

Aus dem Angeführten ersieht man, dass an der Oberfläche unserer Wundkörper eine vollständige Rinde erzeugt wird. Von der primären weicht diese nur dadurch ab, dass ihr die Epidermis fehlt — die aber, wie wir sehen werden, an bestimmten Orten auch regeneriert werden kann — dass sie verhältnismässig mehr Bastzellen erzeugt, ein Vorgang, der offenbar kompensatorischer Natur ist, da den hier sekundär vom Cambium gebildeten Phloem-Teilen die Abschlüsse der Bündel, lange primäre Bastzellen, fehlen, und dass sie endlich einen etwas geringeren radialen Durchmesser, etwas geringere Mächtigkeit hat. Um ein ungefähres Mass dieser Verschiedenheit zu geben, sei angeführt, dass in einem mir vorliegenden Beispiele der Durchmesser der regenerierten Rinde, vom Korke bis zur Grenze des Weichbastes gemessen, sich zu dem der normalen Rinde in der Nähe der Wunde verhielt wie 1:1,2 bis 1,3. Etwas grösser war der Unterschied zwischen der Rinde der Wundfläche und der normalen auf der gegenüber liegenden Knollenseite; das Verhältnis war hier wie 1:1,5.

Die eben besprochenen Regenerationsvorgänge sind bis zum Schlusse der Wachstumsperiode beendigt. Untersucht man ältere Wundflächen, solche, die durch geeignete Behandlung der Knollen ein Alter von zwei oder drei Jahren erlangt haben, so gewahrt man noch weitere Veränderungen. Die in der regenerierten Rinde erzeugten Sklerenchymzellen zeigen, wie die der normalen, Neigung, Fortsätze von verschiedener Art zu bilden, stumpfe Aussackungen, spitze Enden, zahnartige Auswüchse u. dgl. m. Mit zunehmendem Alter des Organs nimmt das Eigenartige dieser Formen zu und in den ganz alten Wundrinden endlich beobachtet man seltsame Gestalten. Einige davon wurden in Zeichnungen wiedergegeben. Die Figuren 23 und 27 auf Tafel III und 4 und 20 auf Tafel IV stellen längere, teilweise bastzellenartige, die Figuren 2, 12, 14 und 19 auf Tafel III mehr parenchymatische Formen dar. Sie haben grosse Aehnlichkeit mit

denen, die in den später zu erörternden, künstlich erzeugten Blattkissen gebildet werden und dürften zu den eigentümlichsten, überhaupt bekannten Idioblasten gehören.

Bisher haben wir uns nur mit dem Parenchym der Wundfläche befasst; es sei nun ein Blick auf die vom Schnitte getroffenen Bündel geworfen.

Wird ein Bündel quer durchschnitten, so sterben die dabei verletzten Zellen ab und es bräunen sich die Gefässe. Wie im Parenchym, so entsteht nun auch in den teilungsfähigen Zellen der Bündel eine Korkschicht, die mit der des Parenchyms zusammenhängt und die abgestorbenen Teile von den lebendigen trennt. Die hiebei stattfindenden Vorgänge im einzelnen zu verfolgen, war wegen der Kleinheit der Objekte nicht möglich. Aus anderen, später mitzuteilenden Beobachtungen lässt sich schliessen, dass die lebendigen und teilungsfähigen Elemente des Gefäss- und Siebteiles sich zunächst in der Richtung der Achse des Bündels strecken, dabei die durch den Schnitt zerstörten Gefässe, Siebröhren u. s. w. von den inneren funktionsfähigen durch Risse trennen, die hierdurch entstehenden Lücken ausfüllen und so eine zusammenhängende Schicht herstellen, in der alsbald die Korkteilung beginnt. Die durch den Schnitt hervorgerufene Störung reicht gewöhnlich nur bis zu geringer Tiefe; in den Gefässen aber kann sie sich weiter erstrecken. An ihnen setzt sich die Bräunung der Wände nicht selten bis zu einiger Entfernung von der Korkschicht ins Innere fort, ein Vorgang, den man an den Siebröhren nicht beobachtet.

Geht der Schnitt nicht senkrecht durch ein Bündel, sondern geneigt oder parallel zu seiner Achse, so sterben wieder die getroffenen Elemente ab. Die darunter gelegenen, wachstumsfähigen Zellen beginnen zu sprossen und über die nicht wachstumsfähigen hin eine geschlossene Platte zu bilden, in der nun ein Korkmantel entsteht. Die von dieser bedeckten Teile können unverändert bleiben, so an Orten, an denen das Gewebe überhaupt in Ruhe verharrt; oder sie können in Wachstum übergehen und zu mehr oder weniger umfangreichen Gebilden werden; so überall da, wo sich grosse Wundgewebekörper bilden. Hierauf kommen wir in kurzem zurück.

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass sich die Cambium-Platten im Parenchym an das Cambium der Bündel ansetzen. Die mikroskopischen Bilder machen wahrscheinlich, dass oft von diesem aus die Bildung jener Platten beginnt.

Ueberblicken wir alle mitgeteilten Tatsachen noch einmal, so ergibt sich, dass die Kohlrabi-Knolle imstande ist, an Wundflächen aus Markzellen eine Rinde zu regenerieren, die der primären in allen wesentlichen Punkten gleicht. Aus Markzellen bilden sich sonach chlorophyllhaltige Rindenelemente, Collenchymzellen, parenchymatisches Sklerenchym und echte Bastzellen, zwischen den beiden letzten endlich eine laufende Reihe von Uebergängen mit teilweise seltsamen Gestalten. Der Uebergang wird durch Wachstum und Teilung der Markzellen vermittelt. Diese gehen in meristematischen Zustand über, doch darf nicht übersehen werden, dass auch die inneren Markelemente sich noch, wenn auch langsam, teilen. Ob einzelne Markzellen ohne Teilung sich direkt in die eine oder andere der eben genannten Formen zu verwandeln vermögen, konnte nicht bestimmt festgestellt werden. Die leicht zu beobachtende Tatsache aber, dass an den einfachen Wundflächen, die wir vorhin beschrieben haben, Markzellen ihre Wände verdicken und sklerenchymatischen Charakter annehmen, legt die Vermutung nahe, dass so etwas auch bei der Herstellung jener vollständigen Rinden geschehe und das einzelne Element sich direkt in eine sklerenchym- oder bastartige Zelle umwandle. Manche Elemente, wie das in Figur 13, Taf. III abgebildete, machen den Eindruck, als ob sie auf diese Weise entstanden seien.

Wie dem aber auch sei, ob diese direkte Verwandlung vorkommt oder nicht, die Tatsache ist festgestellt, dass die Markzellen unserer Knollen Metamorphosen eingehen können, wie wir sie an den Gliedern der Pflanze, an Sprossen und Blättern wahrnehmen. Und zwar spricht alles dafür, dass, wie bei diesen, so auch bei den Zellen hauptsächlich der Ort darüber entscheidet, welche Entwickelung sie durchlaufen, wozu sie sich gestalten sollen. Dies lehrt unsere regenerierte Rinde im ganzen, dies lehren deren einzelne Bestandteile. So gehen nur aus inneren Elementen echte Bastzellen hervor, nicht aus äusseren. Den Ort zu bestimmen, liegt aber in der Gewalt des Experimentators. Bei der Gewebe-Differenzierung wiederholen sich also die Vorgänge, die früher für die allgemeine Gliederung des Körpers festgestellt wurden.

Regeneration der Oberhaut.

Nachdem die ausserordentliche Fähigkeit des Kohlrabi, Gewebe zu regenerieren, erkannt war, richtete sich der Blick auch auf die Oberhaut. Könnte auch sie nicht an den Wundflächen neu ergänzt werden? Die Untersuchung der grossen Wundkörper, an die man bei der Fragestellung

zunächst gedacht hatte, ergab jedoch keine bestätigende Antwort; überall fand sich nur der graue Ueberzug, ein aus älteren und jüngeren Teilen bestehender Korkmantel. Da bot sich nach langem Suchen an einer Seitenknolle, die an einem Mutter-Organ entstanden war, dessen Scheitel entfernt worden, und der man selbst den Scheitel wieder genommen hatte, ein auffallender Anblick. Bei der Operation war die ganze Rinde und auch noch ein grosser Teil des Bastes auf beträchtlich grosser Strecke abgehoben worden. Die hier neu entstandene Gewebefläche hatte eine lebhaft grüne Farbe, wie sie Wundflächen sonst nicht eigen ist. Die Vermutung, dass hier eine Oberhaut neu hergestellt worden sei, bewahrheitete sich. Wie die Untersuchung ergab, fand sich an dieser Fläche in der Tat die gesuchte Epidermis.

Die genaue Betrachtung der Knolle liess bald erkennen, welche Bedingungen der sekundären Hauterzeugung günstig seien. Das junge Organ hatte einen Blütenstand bilden wollen. Nachdem dieser entfernt worden, war der bleibende Teil kräftig in die Länge und nur mässig in die Dicke gewachsen. In der Verletzung junger Organe mit starkem Flächen-, besonders Längenwachstum, schien eine der ersten Bedingungen für die Neubildung der Epidermis gegeben zu sein. Von dieser Annahme ausgehend, fand man bei erneutem Suchen eine Reihe von Beispielen, in denen die Haut ergänzt worden war, an Stengeln, wie an Blattteilen. Die Flächen waren hier weniger auffallend, als in dem zuerst beobachteten Falle; ihre grüne Farbe war einer der Umstände, die sie dem Blicke entzogen hatten.

Nunmehr wurden künstlich Verletzungen an geeigneten Organen, an Blättern und Stammteilen, herbeigeführt. An einer Anzahl der Wundflächen entstand, wie erwartet, eine neue Oberhaut. Besonders sei erwähnt, dass sie auch an den grossen Wundkörpern beobachtet wurde, die an den longitudinal gespaltenen Knollen hervorgebracht werden. Diese wachsen, wie früher angegeben, in ihrem höchsten Teil oft stark in die Länge. Hier ist der Ort gegeben, wo die neue Haut sich bilden kann und wo sie tatsächlich entsteht. Sie wird hier aber leicht übersehen, da sie gewöhnlich von mehr oder minder zahlreichen kleinen Korkinseln umgeben ist, die an der Fläche der Blattstiele oder gewöhnlicher Stengelteile in geringerer Zahl vorhanden sind oder selbst gänzlich fehlen.

Sehr leicht endlich liess sich die Regeneration der Epidermis an jungen Stengelteilen unserer Pflanze hervorrufen. Man verfuhr in einer

Weise, die der von *Peters* angewandten ähnlich war, und spaltete junge Blütenstände, die eben aus der Knospe hervortraten, der Länge nach. An den Wundflächen der Teilhälften bildete sich nun eine neue Oberhaut, die in der Region des starken Längenwachstums ununterbrochen grün, darunter aber, wo das Längenwachstum allmählich abnahm, mit einer wachsenden Zahl von Korkinseln bedeckt war, bis endlich der unterste Teil der Schnittfläche gleichmässig die braune Farbe des Korkes hatte.

Es sei nun unsere Haut näher betrachtet und mit der normalen verglichen.

Den Bau der gewöhnlichen Epidermis veranschaulichen die Figuren 1 Taf. VII und 1 Taf. X. Die Präparate hierzu waren derselben jungen Knolle entnommen, an der die grosse Fläche regenerierter Oberhaut erzeugt war. Wie die Flächenansicht lehrt, sind die Zellen annähernd isodiametrisch, ihre radialen Wände gerade oder schwach gebogen. Der Querschnitt zeigt, dass die inneren Tangential-Wände collenchymatisch gebaut sind, bald sehr regelmässig, wie es die Figur 1, Taf. X angibt, bald, besonders über dem chlorophyllhaltigen Gewebe, weniger gleichartig. Die Spaltöffnungen gehören der Gruppe an, in welcher der Bildung des Schliesszellenpaares Teilungen vorausgehen, die sich nach der Art der Wände in der dreiseitigen Scheitelzelle folgen und das bekannte Bild gewähren (Fig. 7, Taf. X). Sie ordnen sich also dem Cruciferen-Typus unter, den zuerst *Strasburger* [1]), später *Vesque* [2]) beschrieben hat. Daneben kommen aber auch nicht selten Beispiele vor, in denen die Schliesszellen von vier Elementen umgeben sind. Welche Entwickelung hier zu Grunde liegt, wurde nicht verfolgt.

Von dem Bilde der normalen Oberhaut weicht nun das der regenerierten (Fig. 3, Taf. VII) nur in unwesentlichen Punkten ab. An der Fläche fällt auf, dass sie weniger gleichmässig eben oder schwach gewölbt, dass sie vielmehr mit zahlreichen kleinen rundlichen oder verlängerten Hügeln versehen ist, die teilweise braune oder gelbe Farbe haben. Ferner gewahrt man kürzere oder längere Züge von mehr oder minder stark verdickten collenchymatischen Radial-Wänden; weiter einzelne Zellen, deren Innenraum gänzlich mit Substanz gefüllt ist, die in

1) *Strasburger, E.*, Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Spaltöffnungen. Jahrbücher f. wiss. Botanik. 5. Band. Leipzig 1866—67. S. 323.

2) *Vesque, J.*, De l'Anatomie des tissus appliquée à la Classification des Plantes. II. Mém. Nouvelles Archives du Muséum d'Hist. natur. II. Série. T. V. Paris 1883. p. 291 ff.

ihrer ganzen Beschaffenheit an die Wände des Collenchyms erinnert (Taf. X, Fig. 4). Sieht man von diesen Ungleichheiten ab, so stimmt das Bild der Epidermiszellen durchaus mit dem der normalen Oberhaut überein. An dem in der Zeichnung wiedergegebenen Flächenstücke sind die Zellen im Durchschnitt vielleicht etwas kleiner, sonst ist kein Unterschied vorhanden, und auch dieser liess sich an anderen Orten nicht wahrnehmen.

Vergleichen wir damit die Querschnittsansicht. An den grösseren, ganz oder fast ebenen Teilen der Flächen haben die Zellen denselben Bau, den die normalen Wände über dem Collenchym aufweisen (Fig. 6, Taf. X); in der Differenzierung der äusseren wie der collenchymatischen Ausbildung der inneren Wand ist keine Verschiedenheit zu erkennen. — Neben diesen regelmässig gestalteten Bezirken kommen nun solche mit Abweichungen vor. Die Elemente haben ungleiche Höhe, die radialen Wände oft schrägen Verlauf (Fig. 8, Taf. X); nicht selten treten tangentiale Wände auf; es bilden sich kleine Vorragungen (Fig. 9, Taf. X), und dergleichen Abweichungen mehr. Grösser wird der Unterschied, wenn sich zur ungleichen Gestalt noch die korkartige Bräunung der äusseren Wand gesellt, ein Vorkommen, von dem nur ein Schritt zu kleinen oder grösseren Korkinseln ist, die sich auf der Fläche erhalten haben.

Auf den regelmässig regenerierten Teilen der Fläche finden sich nun auch, was sehr wesentlich, Spaltöffnungen. Ihre Zahl auf der Flächeneinheit ist ungleich; hier treten sie nur ganz vereinzelt auf, dort zahlreicher, jedoch, soweit bisher beobachtet, niemals in der der normalen Fläche eigenen Anzahl. Diese Verschiedenheit hängt offenbar mit folgendem Umstande zusammen. Spaltöffnungen entstehen der Regel nach nur über chlorophyllhaltigem, reich mit Intercellularen versehenem Gewebe, nicht über Collenchym. An der regenerierten Fläche wird nun dieses Gewebe unmittelbar unter der Epidermis reichlicher erzeugt, als in der normalen Rinde. Die grünen, den Collenchym-Mantel unterbrechenden Zellengruppen treten zwar auf, aber im ganzen in geringerer und dazu sehr ungleicher Zahl. Daher das häufigere oder seltenere Auftreten der Spaltöffnungen.

Ihr Bau und ihre Entstehung sind gewöhnlich denen der normal erzeugten gleich (Fig. 2, Taf. X). Neben den gewöhnlich gestalteten kommen aber auch abweichende Formen vor, solche, die auf früher Bildungsstufe stehen geblieben waren, weiter solche, in denen der Spalt durch eine Cellulose-Masse verstopft war (Taf. X, Fig. 5). Als besondere

Anomalie mag angeführt werden, dass sich in einem Falle das Schliesszellenpaar in der Zellenlage unter der Epidermis gebildet hatte, die ohne Unterbrechung darüber hinlief.

Das eben Gesagte wurde an wiedererzeugten Häuten junger Knollen festgestellt. Im wesentlichen stimmte damit der Bau der langen Flächen überein, die sich an den halbierten Blütenstandachsen gebildet hatten. Sie waren bald annähernd glatt, bald von kleinen, der Länge nach verlaufenden Höhenzügen und Tälern bedeckt. An allen untersuchten Flächenstücken fanden sich jedoch keine oder nur sehr wenig Spaltöffnungen.

Wir wenden uns damit zu dem Vorgange der Regeneration, der zunächst an geeigneten Flächen von Seitenknollen verfolgt wurde. Die junge Haut entsteht unter dem an der Wundfläche zuerst erzeugten Korke (Taf. X, Fig. 3). Aus unbekannten Ursachen werden zu einem bestimmten Zeitpunkte statt der Korkzellen Epidermiselemente gebildet; statt der Korklamellen treten Cuticula und Cuticularschichten auf, und es erlischt die tangentiale Korkteilung. In der jungen Cuticula sind anfangs noch Unterbrechungen vorhanden, die aber bald ausgefüllt werden. Der Zusammenhang, der ursprünglich zwischen den jüngsten Korkzellen und der jungen Epidermis vorhanden ist, wird allmählich gelockert; an jenen reissen die radialen Wände und es heben sich damit die braunen Korkplatten von der Haut ab. Reste von Ansätzen der Korkzellenwände lassen sich anfangs an der Cuticula in der Gestalt kleiner Zähnchen beobachten; später gewahrt man von ihnen nichts mehr. Unsere Figur 3 gibt das Bild einer solchen jungen Haut wieder, an der der Kork auf der rechten Seite noch haftet, sonst aber abgelöst ist; an der Cuticula sieht man die feinen Korkwandreste. Hand in Hand mit den beschriebenen Veränderungen in den Aussenwänden der jungen Hautzellen geht das Erlöschen der Tangential-Teilungen in ihrem Innern, ein Vorgang, der in einer Gruppe von Zellen bald regelmässig, bald etwas ungleichartig verlaufen kann. Ein Beispiel dieser Art zeigt die genannte Figur 3. Man darf annehmen, dass aus den hier dargestellten Zellen eine der nicht ganz regelmässig gebauten Hautstellen hervorgegangen wäre.

In der geschilderten Weise wird die Regeneration der Epidermis auch an den gespaltenen Blütenstandachsen verlaufen. Dafür spricht der früher schon erwähnte Korküberzug in der unteren Region und die allmählich nach oben abnehmende Verbreitung der Korkinseln auf der wiedererzeugten Oberhaut. Ob die Bildung einer solchen in feuchter

Luft auch auf kürzerem Wege, etwa in der Art erfolgen kann, dass die äusseren unverletzten Zellen der Schnittfläche sich alsbald zu einer Epidermis umbilden, wurde bisher nicht untersucht.

Nach allem gewährt der Kohlrabi die Möglichkeit, einen Vorgang zu beobachten, der das Umgekehrte von dem in der Natur gewöhnlich verlaufenden bildet: die Entstehung einer Epidermis aus Kork. Bedenkt man, wie gering im allgemeinen die Lebensdauer der Oberhaut ist, und dass sie an Organen mit Dickenwachstum schon früh durch Kork ersetzt wird, so erscheint das Verhalten des Kohlrabi in der Tat überraschend. Offenbar entspricht die nach beliebigen Richtungen durch Radial-Wände teilungsfähige Epidermis dem starken Wachstum junger fleischiger Körper, wie des Kohlrabi, besser, als eine Korkschicht, die in ihren äusseren Teilen durch immer neue Risse gesprengt werden müsste.

Doch ist das starke Wachstum der Organe allein nicht entscheidend. Dies geht klar daraus hervor, dass die grossen, an den quer durchschnittenen Knollen erzeugten, Wundgewebekörper keine neue Oberhaut bilden, sondern sich stets mit Kork bedecken. Dabei ist zu beachten, dass die Epidermis des unverletzten Teiles solcher Organe der Ausdehnung entspricht, während der ungleich stärker wachsende Wundkörper nur Kork hervorbringt. — Die weitere wichtige Bedingung für die Regeneration der Oberhaut ist das Alter der Organe; nur sehr junge Teile vermögen die entfernte Oberhaut zu ersetzen. Wir finden sie an verletzten jungen Seitenknollen, am Scheitelende von Knollen, die der Länge nach gespalten wurden, an halbierten Blütenstandachsen und an jungen Blättern, die beim Durchschneiden des Scheitels verletzt worden waren. An allen diesen Orten ist die Oberhaut offenbar das den Verhältnissen besser entsprechende Gewebe und sie wird hier daher erzeugt. Damit ist jedoch über die physiologischen Ursachen ihrer Bildung nichts ausgesagt.

Die Tatsache, dass nach den früher besprochenen Angaben *Peters* und den eben erörterten eigenen Beobachtungen die Epidermis an den Sprossen dreier Arten aus den sehr verschiedenen Gattungen Helianthus, Polygonum und Brassica regeneriert werden kann, deutet darauf hin, dass es sich um eine verbreitete Fähigkeit handelt. Weitere Untersuchungen werden hierüber Aufschluss geben.

Zu erwähnen ist hier endlich noch die Neubildung einer Epidermis an den Gallenformen, die *Küstenmacher*[1]) als „freie“ bezeichnet und die

1) *Küstenmacher, M.*, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berück-

sich dadurch unterscheiden, dass sie aus innerem Gewebe entstehen, nach Erreichung einer gewissen Grösse das äussere Gewebe des Organs sprengen und, sich emporwölbend, aus diesem hervortreten. Solche Bildungen nun vermögen aus ihrer oberflächlichen Zellenschicht eine Oberhaut mit allen charakteristischen Eigenschaften neu zu gestalten.

Zwischen der so entstandenen und der an den Gliedern der vorhin genannten Pflanzen erzeugten Epidermis besteht jedoch ein nicht zu übersehender Unterschied. Bei den Gallen liegen, wie *Küster*[1]) mit Recht hervorhebt, Tumoren vor, Neubildungen, die bei den „freien" Formen aus innerem Gewebe hervorgehen, an deren Bildung die Oberhaut des Organs nicht beteiligt ist. Sie selbst schaffen sich am Umfange ihres Körpers eine neue Oberhaut als nach aussen abschliessende Hülle. Ihre Entstehung ist etwa vergleichbar der an einem endogen angelegten Achselspross erzeugten. — An den Organen des Kohlrabi dagegen handelt es sich um wirkliche Regeneration, um den Ersatz des Verlorengegangenen, der sich im Phellogen vollzieht.

Die Entstehung der grossen Wundgewebekörper.

Nachdem wir das Verhalten der Wundflächen verfolgt, vor allem die Entstehung und den Ort des Cambiums bestimmt haben, können wir uns der Frage zuwenden, wie die grossen, in den Figuren 10, 14 und 15 auf Taf. XVI abgebildeten Wundkörper zustande kommen. Von vornherein möchte man geneigt sein, anzunehmen, dass sie, wenigstens der Hauptsache nach, auf der Tätigkeit des Cambiums beruhen. Verschiedene Umstände aber erregen Zweifel, ob diese Deutung richtig sei. Erstens das oft auffallend rasche Wachstum der Körper, zweitens die Tatsache, dass auch an sehr ausgebildeten Formen das Cambium durchaus nicht immer einen zusammenhängenden Mantel bildet. Ein solches Beispiel zeigt unsere Figur 30 auf Taf. III, in welcher die unter der Oberfläche verlaufende Cambium-Schicht vielfach unterbrochen ist, während sie in dem in der Textfigur S. 81 dargestellten Falle als vollständige Lage auftritt. Drittens kommt in Betracht, dass an Orten lebhaftester Tätigkeit, deren einen unsere Figur 1, Taf. V wiedergibt, das Cambium regelmässig nach innen radiale Reihen von Parenchymzellen mit tafelförmigem Querschnitt erzeugt. Die Zahl dieser Elemente kann auf dem Radius 10—12

sichtigung des Gerbstoffes. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Herausgegeben von *Pringsheim*. 26. Band. Berlin 1894. S. 112.

1) *Küster, E.*, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903. S. 219, 220, 232.

betragen; mehr wurden niemals beobachtet. Die an diese Reihen grenzenden Markzellen haben den normalen rundlichen Umriss, sind durchschnittlich grösser, regellos gelagert und lassen alsbald erkennen, dass sie aus dem Cambium nicht hervorgegangen sein können; die beiden Gewebe sind bestimmt von einander abgegrenzt. Endlich viertens ist zu bedenken, dass das Cambium an der Wundfläche ausser dem Parenchym einzeln oder in Gruppen liegende Gefässe erzeugt. Sollte es nun die ganzen grossen Gewebekörper hervorbringen, dann müssten darin die Gefässe verteilt sein, etwa in der Art, wie sie in fleischigen Wurzeln mit starkem sekundärem Dickenwachstum vorkommen. Davon aber sieht man nichts; es sind immer nur die regellos gelagerten konzentrischen Stränge vorhanden, und diese werden vom Cambium nicht erzeugt.

Sprechen aber alle angeführten Gründe dagegen, dass die grossen Gewebemassen der Wundkörper aus dem Cambium hervorgehen, dann bleibt nur die Annahme übrig, dass sie durch das Wachstum des inneren Gewebes selbst entstehen. Hier bieten sich nun zwei Möglichkeiten dar. Entweder ist bloss die äussere, jüngere Zone tätig, oder es erstreckt sich das Wachstum auch auf die tiefer gelegene innere Region. Die mikroskopische Beobachtung gibt keinen sicheren Aufschluss darüber, welche der beiden Möglichkeiten zutrifft. Man gewahrt nicht, dass die oberflächliche Zone sich durch besonders lebhafte Teilung auszeichnet; wohl aber erkennt man sowohl im äussern als im innern Parenchym junge Wände, eine Tatsache, die auf die zweite Möglichkeit hinweist. Eine bestimmte Folgerung lässt sich jedoch aus den Beobachtungen nicht ziehen, und es bedarf weiterer Beweise. Bevor wir zu diesen übergehen, werfen wir noch einen Blick auf den Bau unserer regenerierten Knollen.

Um ein Bild des Bündel-Skelettes zu gewinnen, wurden wieder mediane Gewebeplatten von etwa 1,5 mm Dicke hergestellt und durch Erwärmen in Kalilösung aufgehellt. Figur 30 auf Tafel III und die Textfigur 2 geben die Skelette zweier solcher Knollen wieder, die eine im ganzen, die andere im halben Durchschnitt; die erste nach einem Präparat aus der früher beschriebenen, mit ungewöhnlich regelmässig gestalteter Gewebekuppe (Taf. XVI, Fig. 15) versehenen Knolle hergestellt. In beiden Figuren ist die äussere Grenze des regenerierten Teiles mit g angegeben.

Fassen wir zunächst den ganzen, in natürlicher Grösse gezeichneten Schnitt ins Auge. Er führt unten ein beträchtlich entwickeltes Wassergewebe, das an den Seiten etwa bis zu der Höhe reicht, in der einst der Schnitt geführt wurde. Der ganze darüber gelegene Teil ist von dem

Bündelnetz durchzogen, das unten dichter, engmaschiger, oben lockerer ist. Deutlich lässt sich wieder eine Anzahl von Strängen verfolgen, die von unten nach oben und aussen wie orthogonale Trajektorien verlaufen. Die meisten Bündel gehören völlig der in der Zeichnung dargestellten Platte an, von andern sieht man nur Stücke, deren Fortsetzungen sich auf den benachbarten Platten finden. Am Umfang stehen alle mit dem Cambium und seinen Produkten in Verbindung, die aber, worauf früher schon hingewiesen wurde, hier keinen zusammenhängenden Mantel bilden.

Das Bild des durch die zweite Knolle geführten Schnittes, von dem Figur 2 nur die eine Hälfte in 1,5facher Vergrösserung darstellt, weicht von dem vorigen etwas ab. Das Wassergewebe ist hier noch entwickelter, das Bündelnetz aber ärmer, doch sind die Stränge im ganzen etwas kräftiger; ihr Verlauf ist ähnlich dem vorhin beschriebenen. Die Cambium-Schicht bildet einen vollständigen Mantel unter der Oberfläche; sie hat reichlich Gefässreihen hervorgebracht, deren Verlauf auf der abgebildeten Strecke meist senkrecht zur Schnittfläche und auch senkrecht zu der Richtung der Bündel im unteren Teile des Holzkörpers ist.

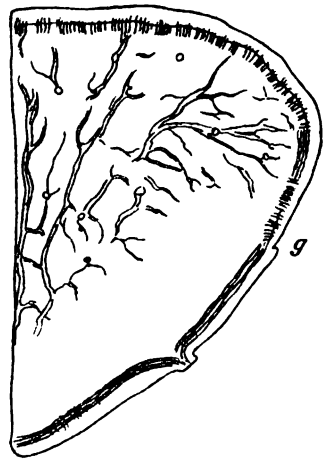


Fig. 2.

Besondere Beachtung verdient, dass die Stränge in der Nähe der Oberfläche der regenerierten Gewebekörper sich häufig durch beträchtliche Grösse auszeichnen, die auf der Zunahme aller Elemente beruht. Hier und da beobachtet man runde oder elliptisch gestaltete Gruppen, die aus einzelnen Bündeln bestehen; sie können kleinen Holzkörpern gleichen, an denen nun die Eigentümlichkeit auffällt, dass ihre Gefässteile nach aussen, die Siebteile nach innen gewandt sind. Niemals wurde wahrgenommen, dass ein Markstrang oder ein aus Markbündeln hergestellter Körper seine konzentrische Bündelnatur verändert hätte.

Damit wenden wir uns zu den Versuchen, die zur Entscheidung der uns beschäftigenden Frage angestellt wurden.

Die Voraussetzung, von der man ausging, war folgende. Wächst unser Wundgewebe ausschliesslich oder doch überwiegend in der äusseren Region, dann müssen Fremdkörper, die man bis über die wachsende Zone hinaus in das Gewebe einführt, überwallt, vielleicht eingeschlossen werden.

Ist dagegen auch das innere Gewebe am Wachstum beteiligt, dann werden solche Körper je nach der Tiefe, bis zu der sie eingeschoben wurden, mehr oder weniger weit emporgehoben werden. — Als Fremdkörper dienten fein zugespitzte Stifte aus Tannenholz, die, wie durch andere Versuche festgestellt worden war, den geringsten Schaden verursachen. Ihre Länge war sehr verschieden, von 2 mm an bis zu 12, ja 15 und noch mehr mm; der Durchmesser betrug etwa 1 mm. Sie wurden stets so tief in das Gewebe eingeführt, dass ihr oberes Ende in der Ebene der Schnittfläche lag.

Die Experimente ergaben, dass die kurzen Stifte von 2—4 mm Länge von dem wachsenden Gewebe so vollständig emporgehoben wurden, dass ihre oberen Enden in der Oberfläche des Wundkörpers blieben, dass höchstens kleine Vertiefungen ihren Ort angaben. Längere Stifte, solche von 7—8 mm, wurden ebenfalls gehoben, aber nicht ganz so vollständig, wie die kurzen; über ihnen bildeten sich gewöhnlich kleine Höhlen. Die Anwendung noch längerer Stifte hatte ungleiche Folgen. Wurden sie in Knollen mit überwiegendem Dickenwachstum eingetrieben, dann behielten sie ihren Ort bei und nur das Gewebe um sie herum hob sich; hatten die Knollen dagegen verlängerte Gestalt, dann wurden sie zwar noch emporgehoben, aber meist nur wenig, und befanden sich schliesslich auf dem Grunde kleiner Höhlen.

Das eben Gesagte sei an einem Beispiele erläutert (Fig. 3). Der Knolle wurde der obere Teil am 15. Juli genommen; die Höhe des unteren Teiles bis zum Uebergange in den Träger betrug gleich nach der Operation 3,3 cm. Er wurde von 6 Blättern ernährt, von denen jedoch im August zwei abstarben; die vier übrigen blieben bis zum Schlusse des Versuches im September erhalten. Nur ein Stift wurde eingeführt und zwar nahe der Mitte der Wundfläche; er war 8 mm lang und hatte am dicken Ende einen Durchmesser von 1 mm. In der Figur gibt die horizontale punktierte Linie den Ort der Schnittfläche an; ebenfalls mit punktierten Linien ist die Lage des Stiftes zu Anfang des Versuches bezeichnet. — Am 15. September fing der Körper an, sich in seinem unteren Teile zu zersetzen, so dass der Versuch beendigt werden musste.

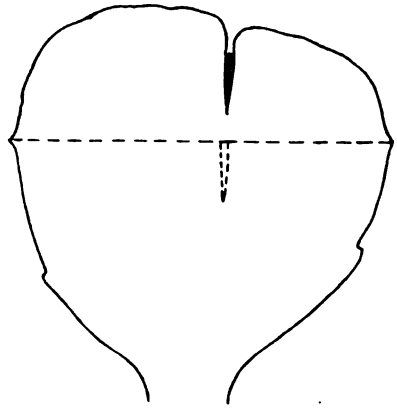


Fig. 13.

Der Durchschnitt der Knolle in der Ebene des Stiftes zeigt den in der Figur wiedergegebenen Umriss. In seinem am stärksten entwickelten Teile hat der regenerierte Gewebekörper 18 mm Höhe, von der einstigen Schnittfläche an gerechnet; in der Nähe des Stiftes, der mit dunkeln Linien eingetragen wurde, 15,5 mm. Ueber dem Stifte befindet sich eine enge Höhle von 4 mm Höhe. Die Spitze des Stiftes steht nunmehr 3,5 mm über der einstigen Schnittfläche; er ist also im ganzen um 11,5 mm gehoben worden.

Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass in dem Gewebe um den Stift und unter ihm, den, was kaum erwähnt zu werden braucht, ein Korkmantel völlig umhüllte, zahlreiche junge und ältere Wände vorhanden waren, die senkrecht auf der Längenachse der Knolle standen, also Periklinen bildeten. Aehnlich orientierte Wände fanden sich in nicht unbeträchtlicher Zahl auch in dem Parenchym der übrigen bündelführenden Region. Der ganze Wachstumsvorgang lag hier also klar vor Augen. In andern Fällen waren derartige Wände aber nur sparsam vorhanden.

Durch eine Reihe solcher Versuche wurde der Beweis geliefert, dass die mächtigen Wundgewebekörper hauptsächlich durch das Wachstum des inneren Gewebes, besonders das der oberen und mittleren bündelführenden Region, hergestellt werden. Ob auch das bündelfreie Wassergewebe am Grunde der Knolle daran beteiligt ist, wurde nicht ermittelt. Der auffallend grosse Umfang, den es in einzelnen regenerierten Knollen aufwies, lässt vermuten, dass es ebenfalls noch zum Wachstum veranlasst werden könne. Bedingung dafür dürfte aber jedenfalls sein, dass die Operation an sehr jungen Knollen ausgeführt wird.

Es wurde eben erwähnt, dass man in den regenerierten Gewebekörpern junge Wände in sehr ungleicher Zahl wahrnehme. Dies führt zu der Frage, in welchem Verhältnis Volum-Vergrösserung und Teilung der Zellen bei den uns beschäftigenden Wachstumsvorgängen stehen. Das früher beschriebene überaus rasche Wachstum solcher Körper in radialer Richtung legt die Annahme nahe, dass hierbei Volum-Zunahme der wichtigste Vorgang sei. Einige zu dem Zweck angestellte Bemühungen bestätigten die Voraussetzung.

Von einer der Knollen wurden gleich nach der Operation Präparate der Schnittfläche hergestellt, und zwar von verschiedenen Orten des mittleren Teiles. Nachdem der Versuch acht Wochen gedauert und der Durchmesser der Schnittfläche sich von 53 mm auf 75 mm vergrössert hatte, wurde in der mittleren Region der Fläche die Korkschicht mit dem

darunter liegenden Gewebe so weit abgehoben, dass das grosszellige Mark bloss lag und nun hiervon wieder Querschnitte zur mikroskopischen Untersuchung angefertigt. Da die Höhe der abgehobenen Schicht 1,5 bis höchstens 2 mm betrug, so darf man annehmen, dass beim Beginn des Versuches die Grösse der Zellen dieser Schicht von der der Querschnittsfläche nicht abgewichen habe. Zur Vergleichung wurden nun geeignete Stellen auf den den beiden Flächen entnommenen Präparaten ausgewählt und bei 140facher Vergrösserung mit der Camera sorgfältig gezeichnet. Auf den so gewonnenen Bildern bestimmte man sodann Zellenreihen, deren Glieder möglichst regelmässig neben einander lagen, mass die Länge der Reihen und leitete aus der Zahl der darauf kommenden Elemente das Grössenverhältnis ab. Es wurden je 6 solcher Bestimmungen ausgeführt.

1. Messungen bei Beginn des Versuches.

Länge der Reihen in mm bei 140facher Vergr.	Zahl der Zellen
66	7
49	7
79	7
70	8
79	10
39	4
Summe 382	43

Der mittlere Durchmesser der einzelnen Zellen beträgt also bei der angegebenen Vergrösserung 8,9 mm.

2. Messungen am Schlusse des Versuches.

Länge der Reihen in mm bei 140facher Vergr.	Zahl der Zellen
83	7
95	7
100	7
75	5
82	6
74	6
Summe 509	38

Hier hat demnach die einzelne Zelle einen mittleren Durchmesser von 13,4 mm.

Die beiden Durchmesser 8,9 und 13,4 verhalten sich fast genau wie

10 : 15.

Nun betrug der Durchmesser der Querschnittsfläche der Knolle bei

Beginn des Versuches 53 mm, am Schlusse 75 mm. Die Zahlen 53 und 75 aber stehen im Verhältnis von

10 : 14.

Da die zum Messen bestimmten Zellen gewählt wurden, wie sie sich eben boten, lediglich darnach, dass sie möglichst gerade, nicht durch grosse Intercellular-Räume unterbrochene Reihen bildeten, so darf man annehmen, dass die gewonnenen Zahlen brauchbare Näherungswerte bilden, und dass weitere Bestimmungen die Verhältnisse nicht wesentlich verändern würden.

Dies vorausgesetzt, folgern wir aus der Tatsache, dass die Zellendurchmesser am Beginn und am Schlusse des Versuchs sich ähnlich verhalten, wie die Durchmesser der Wundflächen zu den beiden Zeiten, dass das radiale Wachstum der Knolle und ihres Wundkörpers innerhalb der ersten Periode in der Hauptsache auf Volum-Zunahme des Mark-Parenchyms beruht.

Dasselbe wird auch für das erste rasche Wachstum des Wulstes nach oben gelten. Messungen liegen darüber nicht vor, allein der ganze Gang der Entwickelung, vor allem seine Schnelligkeit in der ersten Zeit, lassen über das Verhältnis keinen Zweifel. Bei der späteren Entwickelung aber, die langsamer und infolge einseitiger Ernährung oft örtlich bevorzugt ist, kommen Teilungen in höherem Grade in Betracht, ein Umstand, über den, wie schon erwähnt, auch die mikroskopische Beobachtung aufklärt.

Wie aber verhält sich bei diesen Vorgängen das Bündelnetz? Zu der Zeit, in der die Operation geschieht, führen die grösseren Bündel längst Dauer-Elemente, eine oder zwei kleine Gruppen von Gefässen, ferner Siebröhren; die kleinen Stränge entbehren zwar noch der Gefässe, haben aber ebenfalls stets Siebröhren. Leitbündel mit solchem Bau sind, wie bekannt, gewöhnlich passiv gespannt; gilt diese Regel auch hier?

Um hierüber Klarheit zu erlangen, genügt die Betrachtung der Querschnittsfläche mit dem blossen Auge oder mit der Lupe. Man sieht dann, dass sich nach der Operation über den durchschnittenen Bündeln kleine Vertiefungen bilden, ein Zeichen, dass sie nicht gleichen Schritt im Wachstum mit dem Parenchym halten. Sie sind demnach passiv gespannt, wobei freilich noch nicht ausgemacht ist, ob sie zwar auch aktiv, aber langsamer wachsen, als das Grundgewebe, oder ob ihnen das aktive Wachstum gänzlich abgeht und sie bloss passiv gedehnt werden.

Die Oberfläche des wachsenden Wulstes gewährt aber sonst noch

einiges Interesse, sodass wir dabei noch kurz verweilen dürfen. Sie lässt nämlich einige Zeit nach der Operation kleine Korkinseln erkennen, die annähernd radial um Mittelpunkte geordnet sind. Die Inseln werden von älterem Korke gebildet, der dem Wachstum des inneren Gewebes nicht folgen konnte, durch zahlreiche Risse gespalten wurde und sich zu den Schuppen gestaltete. Die Räume zwischen diesen werden von jungen Korklagen ausgefüllt, durch die man das innere Gewebe schimmern sieht. Besonders deutlich gewahrt man diese Dinge an den Knollen der blauen Rassen, deren äusseres Wund-Parenchym reichlich blauen Farbstoff erzeugt und einen Grund abgibt, auf dem die alten Korkinseln klar hervortreten. Die Mittelpunkte der Gruppen sind eben die durchschnittenen Gefässbündel, über denen, wie angegeben, kleine Vertiefungen entstanden sind, die aber später meistens verschwinden. Das Dickenwachstum der Stränge ist gering. Da sie aber mit dem durch Teilungen und besonders durch Volum-Zunahme stark wachsenden Parenchym im Gewebeverband stehen, so folgt, dass sich um sie als Mittelpunkte nach bekannten Regeln radiale Reihen bilden müssen. Diese aber kommen gerade durch die radial geordneten Korkinseln äusserlich zum Ausdruck.

Damit kehren wir zu den Bündeln zurück. Da alle mit Dauer-Elementen versehenen passiv gedehnt werden, das Wachstum selbst aber, wie wir gesehen, sehr beträchtlich ist, so entsteht die Frage, ob die Dehnung dem Wachstum dauernd entspricht, oder ob die primären Reihen von Gefässen, Siebröhren u. s. w. zerrissen werden. Die Beobachtung ergibt, dass diese Voraussetzung in der Tat zutrifft. Längenschnitte, durch ältere und kräftige Bündel des Wundkörpers hergestellt, führen häufig abgestorbene Gefässe mit gebräunten Wänden vor Augen, die gedehnt und verengt sind. Man findet weiter, dass an gerade laufenden Strängen, die sich auf längerer Strecke genau verfolgen lassen, solche Gefässzüge aufhören, in einiger Entfernung aber wieder beginnen. Nichts liegt näher, als die Annahme, dass hier die ursprünglich zusammenhängenden Gefässreihen zerrissen seien. — Schwieriger gewinnt man ein Urteil über das Verhalten der Siebröhren. Der Bau ihrer Wände lässt vermuten, dass sie, vielleicht erheblich, dehnbarer sind, als die Gefässe. Mit Grund darf man aber bezweifeln, dass ihre Ausdehnung dem bedeutenden Wachstum unsrer Körper entspreche. Tatsächlich beobachtet man auch in den Siebröhrenzügen Elemente mit gebräunten Wänden, die offenbar abgestorben sind. Aber die Kleinheit dieser Zellen, sowie ihre Lage in den durch Wachstum vergrösserten Weichbastbündeln machen die Bestimmung ihres

Alters und Ursprungs so schwierig, dass nach mancherlei Bemühungen auf die Entscheidung der Frage verzichtet wurde. Wahrscheinlich verhalten sich die zuerst angelegten Siebröhren ähnlich wie die Gefässe.

Noch eines anderen Umstandes ist hier zu gedenken. Wie früher angegeben, werden die grossen Wundgewebekörper nur dann erzeugt, wenn man die Operation an jungen Knollen ausführt; an älteren treten sie nicht mehr oder nur unvollkommen auf. Offenbar beruht dies zunächst darauf, dass mit dem steigenden Alter des Organs die Wachstumsfähigkeit des Parenchyms abnimmt. Daneben aber wird sich auch die grössere Festigkeit der Stränge geltend machen. Wie allgemein bekannt, wächst in ihnen die Zahl und Stärke der verholzten Elemente von einem bestimmten Entwickelungszustande der Knolle an rasch. Es ist nun klar, dass die dadurch mechanisch verstärkten Bündel dem Ausdehnungsbestreben des Parenchyms stärker widerstehen, als die jungen, weniger ausgebildeten. — Durch diese beiden Bedingungen wird die schwache Entwickelung des Wundkörpers an älteren Knollen bewirkt werden.

Noch einmal haben wir uns mit dem Bündel-Skelett unsrer Knollen zu befassen. Ein vergleichender Blick lehrt, dass das Netz der Stränge in dem regenerierten Körper grossmaschiger ist, als in der normalen Knolle; ganz besonders tritt dies im oberen Teile hervor. Die Bilder führen zu der Annahme, dass bei der Regeneration der Knolle das vor der Operation schon vorhandene Netz sich mit dem Parenchym ausdehne und wachse, ohne dass neue Stränge zwischen den alten erzeugt werden. Durchschnitte, wie die in Figur 2 (S. 81) und in Figur 30, Tafel III wiedergegebenen, sprechen durchaus für diese Vorstellung. Es wurde versucht, die Sache durch miskroskopische Beobachtung aufzuhellen, allein dieses Bemühen war ohne Erfolg. In der sich regenerierenden Knolle findet man zwar zarte Stränge, die nur aus einem Siebteil und Cambium bestehen und aussehen, als ob sie erst kürzlich erzeugt worden wären; niemals aber wurden ganz junge Bündelanlagen noch ohne alle Dauer-Elemente wahrgenommen. Da man nun solchen kleinen Bündeln auch in ausgewachsenen Knollen und Wundkörpern begegnet, hier also keine andere Deutung zulässig ist, als die, dass jene Stränge schon vor langer Zeit gebildet worden, aber auf jugendlichem Entwickelungszustande stehen geblieben seien, so leuchtet ein, dass die Beobachtung hier nicht zum Ziele führen kann. Wir müssen daher die Frage unentschieden lassen, jedoch mit dem Zusatze, dass das Netz der Bündel im Innern des Wundkörpers den Anschein erweckt, als ob es während der Ausdehnung durch keine, oder jedenfalls

nicht viele, neue Stränge ergänzt und bereichert werde.

Für die Richtigkeit dieser Ansicht sprechen auch noch Messungen. In dem Abschnitt über die Histologie der normalen Pflanze wurde mitgeteilt, dass auf dem Markquerschnitt auf die Fläche von ungefähr 6 qmm im Mittel je ein Bündel kommt. Messungen, die an Querschnitten zweier grossen Wundkörper und zwar in deren äusserer Region, vorgenommen wurden, ergaben, dass im einen Falle je ein Bündel auf 8, im andern auf 11 qmm kam. Die erste Zahl ist annähernd der grössten auf den normalen Schnitten beobachteten gleich; die andere dagegen geht darüber hinaus. Diese Zahlen, wie die vergleichende Betrachtung der Bündel-Skelettpräparate unterstützen unsere Annahme, dass das Bündelnetz in den fraglichen Körpern an Zahl seiner Elemente nicht oder nur wenig zunehme, dagegen mehr oder weniger stark gedehnt werde und dabei wachse.

Soweit das innere Bündelnetz. Anders verhält sich der Umfang der grossen Wundkörper, die Region des Cambiums. Hier herrscht rege Tätigkeit. Erstens bildet dieses Meristem bald auf kleineren, bald auf grösseren Flächen die Bündel-Elemente, Gefässe, Siebröhren u. s. w., deren Lagerung normal ist; die Zellen des Gefässteiles sind nach innen, die des Bastteiles nach aussen gewandt. Obwohl aus dem Mark hervorgegangen, das sonst nur konzentrische Bündel erzeugt, verhält sich das Cambium des Umfanges doch wie das des allgemeinen Bündelringes der Knolle, an welchen es sich anschliesst. Die in ihm entstehenden Stränge weichen nur darin von dem des normalen Ringes ab, dass sie nicht einfach von unten nach oben verlaufen, sondern, der unregelmässigen Entstehung entsprechend, meistens mannigfach gewundene Linien beschreiben.

Zweitens vergrössern sich, wie schon hervorgehoben, die durch den Schnitt an die Oberfläche verlagerten, im Cambium und in dessen Nähe verlaufenden konzentrischen Stränge sehr häufig und zwar manchmal beträchtlich. Ferner entstehen, in Verbindung mit diesen, Bündelgruppen von rundlichem oder elliptischem Umriss, die bald ringsum geschlossen, bald an einer oder zwei Seiten offen sind. Die Stränge solcher Gruppen sind im einen Falle annähernd gleich, im andern ungleich stark, nicht selten auf der Aussenseite kräftiger, als auf der Innenseite. Alle haben, soweit beobachtet, den Bau der Markbündel; ihre Siebteile sind nach innen, die Gefässteile nach aussen gerichtet.

Zellenwucherungen der Wundflächen. Callus-Bildungen.

Wie den folgenden Gegenstand behandeln wir auch den in der Ueberschrift angegebenen nur kurz und lediglich deshalb, weil die bei

den Wucherungen stattfindenden Vorgänge auf das Verhältnis zwischen Parenchym und Bündeln in den grossen Wundkörpern Licht werfen.

Die Wachstums-Prozesse, um die es sich hier handelt, gehören zu den Hyperplasien und sind mit manchen Vorgängen verwandt, die *Küster* in seiner pathologischen Anatomie in dem Abschnitte „Hyperplasie" vereinigt[1]). Es sind Callus-Bildungen, die sich von den gewöhnlichen Formen nur dadurch unterscheiden, dass sie an der Oberfläche von Gewebekörpern entstehen, die aus dem Zusammenhange gelöst wurden. Auch zu den Intumescenzen und Auswüchsen ähnlicher Art zeigen sie Beziehungen, wie ja überhaupt zwischen allen diesen Produkten keine scharfen Grenzen zu ziehen sind. Hinsichtlich der Literatur sei auf die am Beginn dieses Abschnittes aufgeführten Arbeiten verwiesen, sodann auf die von *Küster* in dem erwähnten Abschnitte seiner Anatomie angegebenen Untersuchungen, besonders auf die *Stolls*.

Schneidet man würfelförmige Stücke aus dem Marke einer jungen Knolle und legt sie in einen dampfgesättigten Raum, so entstehen auf den Schnittflächen rasch umfangreiche Wucherungen. Sie beginnen im Parenchym zwischen den Bündeln, die, weil dem Wachstum nicht folgend, als kleine Vertiefungen sichtbar sind. Meistens aber verschwinden diese bald, und man gewahrt nun fast gleichmässig ausgebildete oder infolge ungleichen Wachstums des Parenchyms unebene, mit Hügeln und Tälern versehene Flächen. Die Höhe der Wucherungen kann 2—3 mm und mehr erreichen; ausnahmsweise wurden solche von 5 mm Durchmesser beobachtet.

Wie die histologische Untersuchung lehrt, entwickeln sich die Wucherungen in verschiedener Art. Bald sprossen die Zellen der oberflächlichen Schichten, soweit sie nicht vom Schnitte getroffen wurden, bald bleiben die äussern Lagen in Ruhe und erst tiefer gelegene Schichten von Elementen beginnen zu wachsen. Die Zahl jener Lagen ist ungleich; es können wenige, nur 3—4, aber auch mehr, bis 8 und gelegentlich noch mehr sein; in einzelnen seltenern Fällen wurden 12 solcher Schichten gezählt. Weiter kommt es vor, dass auch im innern Gewebe noch wachsende und ruhende Lagen abwechseln. So sah man, dass 3—4 äussere Zellenschichten in Ruhe blieben, die folgenden 4—5 wuchsen, die darauf folgenden 2—4 wieder in Ruhe verharrten und die sich daran schliessenden 4 bis 6 endlich wieder in Entwickelung übergingen.

Das Wachstum der Parenchym-Zellen beginnt damit, dass sie sich senk-

1) a. a. O. S. 132 ff.

recht zur Schnittfläche verlängern und dann teilen, oder dass sie sich erst teilen und die dadurch entstandenen Elemente sich strecken. Durch wiederholte Teilung und starke Verlängerung entstehen Zellenreihen, die auf dem radialen Schnitte pallisadenartig aussehen und an die bekannten Bilder von Intumescenzen erinnern.

Wie erwähnt, nehmen die Bündel zunächst an diesem Vorgange nicht teil, und es bilden sich über ihnen kleine Vertiefungen. Bald aber fangen auch ihre, nicht in Dauer-Elemente verwandelten Bestandteile an zu sprossen, und dadurch, wie durch das Wachstum der die Bündel umgebenden Parenchym-Zellen können Spannungen von solcher Höhe entstehen, dass die Gefäss- und Siebröhrenzüge zerrissen werden. Die Reste dieser Teile findet man dann an der Oberfläche der Wucherung über der nun völlig ausgefüllten Vertiefung. In andern Bündeln ist das Wachstum nicht so kräftig, dass die Reihen von Dauer-Elementen geteilt werden. Dann überwallen in der Regel die angrenzenden Parenchym-Zellen die kleinen Höhlen über den Bündeln, sodass die Wucherungen auf die eine oder andere Art geschlossene Oberfläche erhalten.

Gehen die Wucherungen nicht rasch in Fäulnis über, — und diese tritt bei hoher Temperatur sehr leicht ein, — so bilden sich in den untern und mittlern Gliedern der Parenchym-Zellenreihen netzförmige Wandverdickungen ungefähr von der Form, die *Küster* in seiner Anatomie für Intumescenzen beschrieben hat[1]).

Verwendet man statt der Gewebestücke aus jungen Knollen solche aus älteren zum Versuch, so erreichen die Wucherungen nicht den beschriebenen Umfang; und zwar nimmt dieser mit dem steigenden Alter der Knolle ab. An Stücken und Organen, die etwa im Beginn der zweiten Vegetations-Periode stehen, sprossen meist nur noch die Parenchym-Zellen in der Umgebung der Bündel; die ferner liegenden haben die Wachstumsfähigkeit schon verloren.

Der Erwähnung verdient eine Tatsache, die man hier und da an Wundflächen jugendlichen wie mittleren Alters beobachtet. Von den äussern, unmittelbar an die Schnittfläche grenzenden Zellen, die sich nicht an den Wucherungen beteiligen, wachsen manche zu haarartigen Bildungen aus. Ihrer grossen Mehrzahl nach stellen diese einfache Ausstülpungen von rundlicher oder verlängerter Gestalt dar (Taf. IV, Fig. 10). Neben den gewöhnlichen aber treten sehr verschiedene, mehr oder wenig abweichend gebaute und auffallende Formen auf. Einige davon sind in

1) a. a. O. S. 95, Fig. 26.

unsern Abbildungen Figur 5, 11, 13, 16 und 19 auf Tafel IV und Figur 3, 6, 12, 13 und 15 auf Tafel V wiedergegeben, die jedoch den Gestaltenreichtum keineswegs erschöpfen. Man erkennt darin eine Reihe der Wachstums-Typen wieder, die bei der normalen Haarbildung auftreten. Indem wir auf die Figuren verweisen, glauben wir auf die Besprechung der einzelnen Formen nicht eingehen zu brauchen. Bemerkt sei dazu nur noch, dass die sämtlichen abgebildeten Gestalten an der Wundfläche eines grössern Knollenstückes entstanden waren, das in mässig feuchtem Raume unter diffuse Beleuchtung gelegt war.

Fragt man nach den Ursachen der Verschiedenheit dieser merkwürdigen Bildungen, so leuchtet alsbald ein, dass sie nur innerer Natur sein können. Denn die äusseren Bedingungen, unter denen sich die Formen bilden, sind ja für alle gleich. Offenbar weist das Plasma der Zellen feine Struktur- oder sonstige Unterschiede auf, die die Verschiedenheit des Wachstums bewirken. Die Tatsachen gewinnen hohes Interesse insofern, als sie zeigen, dass auch in dem scheinbar so gleichartigen Gewebe, wie es unser Mark-Parenchym ist, die einzelnen Elemente innerlich sehr verschieden sein können.

Bilden sich umfangreiche Wucherungen, so bedarf es einer entsprechenden Menge von Wasser und plastischen Nährstoffen. Da diese nicht von aussen zugeführt werden, so müssen sie dem inneren Gewebe der Stücke entnommen werden. Durchschnitte lassen leicht erkennen, dass dies in der Tat geschieht. Man gewahrt überall inhaltsarmes, teilweise schon lufthaltiges Gewebe, wie es sonst nur in den älteren Knollen auftritt. Die darin enthaltenen Nährstoffe, das Wasser inbegriffen, sind nach den Oberflächen gewandert und dort zur Bildung der neuen Elemente verbraucht.

Dieselbe Erscheinung zeigt sich in etwas anderer Form, wenn man die Hauptachsen junger, eben in der Entstehung begriffener Blütenstände zum Versuche nimmt. Entfernt man an diesen die Blätter und legt Stücke von 5—6 cm Länge in einen feuchten Raum, so entwickeln sich an den Schnittflächen üppige Wucherungen, die nun aber reine Intumeszenzen oder Uebergangsbildungen zwischen ihnen und den Callus-Formen darstellen. Die Markzellen wachsen zu langen Schläuchen aus; ihnen folgen die parenchymatischen Rindenzellen, sodann das Collenchym (Taf. VII, Fig. 21) und die entwickelungsfähigen Elemente der Bündel. Ja, selbst Epidermis-Zellen begannen noch zu wachsen, als zwischen ihnen und dem angrenzenden Collenchym ein Riss entstanden war; sie wölbten

ihre Innenseiten zu mehr oder weniger langen Papillen vor.

Das Verhalten dieser Stücke zeigt nun anschaulich, dass die zu dem Wachstum an den Enden erforderlichen Nährstoffe von innen her geliefert werden: die mittlere Region verkleinert ihren Umfang und schrumpft schliesslich ein.

Soviel über die Wucherungen. Sie haben für uns aus zwei Gründen Bedeutung. Erstens lässt sich daran direkt beobachten, dass sich die durch den Schnitt hervorgerufene Störung tief auf das innere Gewebe erstrecken kann. Was wir an den grossen Wundgewebekörpern aus Versuch und Beobachtung erschlossen, das nehmen wir hier direkt wahr. — Zweitens führen uns die Wucherungen in klarer Weise vor Augen, wie durch das Wachstum der zartwandigen Elemente des Bündels und seiner Umgebung die Dauergewebe, Gefässe und Siebröhren, zerrissen werden. Derselbe Vorgang vollzieht sich in den grossen Wundkörpern, und es liessen sich seine Folgen ja auch an dem Bau des Gefässteiles beobachten, allein ein unmittelbarer Einblick in seinen Verlauf war uns versagt. Ihn gewannen wir nun in den Wucherungen. Sie liessen uns auch die Beteiligung der wachstumsfähigen Elemente des Bündels an dem Prozess erkennen und bestätigten weiter unsere Annahme, dass die älteren Siebröhren das Geschick der Gefässe teilen.

Verwundungen durch Fremdkörper.

Ausser den besprochenen grossen Verwundungen der Knolle wurden noch Eingriffe anderer Art ausgeführt. Nur in aller Kürze sei hier über die Folgen berichtet, welche eintreten, wenn man das Gewebe durch eingetriebene Fremdkörper verletzt.

In junge wachsende Knollen wurden erstens zugespitzte, im Querschnitt runde, ungleich lange Holzstäbe gestossen, die einen Durchmesser von etwa 5 mm hatten. Zweitens wurden sowohl quer durch die Knolle, als bloss durch deren peripherische Teile Drähte getrieben. Als man die Objekte im Winter untersuchte, fanden sich folgende Ergebnisse.

Die Verwundung durch Holzstäbchen erwies sich, entsprechend den früher mitgeteilten Versuchen über die Einführung dünner Holzstifte, als am wenigsten schädlich für das umhüllende Gewebe. Sie waren ihrer ganzen Länge nach von Korkmänteln dicht umschlossen. Anders die Umgebung der Drähte. Um sie hatten sich Höhlen gebildet, die von abgestorbenen Zellen herrührten. Die giftige Wirkung, die von den an der Oberfläche der Drähte gebildeten Eisensalzen herrührte, hatte sich

bis zu wechselnder Tiefe auf das Parenchym erstreckt, die Bündel aber weniger getroffen. Durch die Höhle zogen sich noch erhaltene Stränge, die von Korkmänteln umgeben waren, ein auffallendes Bild. Es braucht kaum erwähnt zu werden, dass sie an den Enden ins lebendige Parenchym übertraten. Mit der grösseren Widerstandsfähigkeit der Bündel hängt auch die ungleiche Weite der Höhlen zusammen. Als Regel lässt sich hinstellen, dass sie eng in der Nähe der grösseren Stränge, weiter in der Region des Parenchyms waren. — Die Höhlenwandungen wurden, wie sich von selbst versteht, von Kork gebildet.

Die um die Fremdkörper erzeugten röhrenartigen Wundflächen sind im wesentlichen in derselben Art verschieden gebaut, wie die grossen freien Flächen am Umfange der Knollen. Entweder die Markzellen unter dem Korke verändern sich nur wenig, verdicken ihre Wände und verwandeln sich vereinzelt in Sklerenchym. Oder sie gehen in Teilung über und ein Teil der dadurch entstandenen Elemente wird ebenfalls zu Sklerenchym. Oder endlich: es entsteht in einiger Entfernung vom Korke echtes Cambium, aus welchem auf der dem Fremdkörper zugekehrten Seite Weichbast-, auf der entgegengesetzten Gefässzellen hervorgehen. An einzelnen Orten der Wundfläche kommt es unter dem Korke auch zur Bildung von Elementen mit collenchymatischer Wandverdickung. Das Wundgewebe an den Höhlen zeigt an Stellen, wo diese weit sind, hier und da besonderen Bau. Auf den Kork folgt eine beträchtlich entwickelte Schicht von Elementen, die in senkrecht zur Wundfläche gerichteten Reihen geordnet sind. Diese endigen auf der dem Kork abgewandten Seite in zartwandigen, sich teilenden Zellen, in einem Meristem. Von den älteren Gliedern der Reihen sind manche zu Sklerenchym geworden. Ihrem ganzen Aussehen nach haben diese Reihen grosse Aehnlichkeit mit denen, die in feuchtem Raume an freien Wundflächen entstehen, den eben erörterten Zellenwucherungen. — Auf die Teilungsschicht folgt gewöhnlich eine Parenchym-Lage, dann der Weichbast und hierauf das Cambium. Von dem Wundgewebe an den bezeichneten Orten kann man also sagen, es weise drei Meristem-Schichten auf: das Phellogen, das Cambium, und zwischen beiden die besprochene Teilungszone. Ueber die Zeitfolge, in der sie sich bildeten, liess sich nichts Bestimmtes feststellen. Man wird in der Annahme nicht irren, dass das Cambium zuletzt aufgetreten sei. Aus den Bedingungen ergibt sich, dass die Tätigkeit der drei Meristeme nur beschränkt sein kann.

An einzelnen Orten, die aber, soweit bisher wahrgenommen, selten

sind, entstehen auch innerhalb des Cambiums durch die Teilung von Markzellen Reihen von Elementen, die den eben beschriebenen ähnlich sind, nur deren Länge nicht erreichen. Auch in ihnen bildet sich Sklerenchym; ebenso kann solches aus benachbarten ungeteilten Markzellen hervorgehen. Da, wo diese Reihen vorhanden waren, lag das Cambium verhältnismässig weit aussen, in der Nähe des Phellogens.

Aus den erörterten Tatsachen folgt, dass um die Fremdkörper herum Oberflächen erzeugt werden, die sich in derselben Weise für die Gewebebildung geltend machen, wie die den Körper aussen begrenzenden Wundflächen. Hierbei ist zu beachten, dass die collenchymatisch gestalteten und die derbwandigen Elemente, wenn sie in die Länge wachsen, gewöhnlich ihre grossen Achsen parallel zur Achse der Höhle richten. Bei einer künftigen theoretischen Behandlung der Gewebebildung an Oberflächen wird man diese Dinge nicht übersehen dürfen. Im ganzen betrachtet sind die Vorgänge, die sich an den um den Fremdkörper erzeugten Oberflächen abspielen, durchaus rätselhafter Natur.

Die Ursachen der Wundkörperbildung.

Nachdem wir die Vorgänge bei der Bildung der verschiedenen Formen der Wundgewebe verfolgt haben, bleibt uns noch übrig, einen Blick auf die Ursachen zu werfen, die ihrer Entstehung, vor allem der der grossen Körper, zugrunde liegen. Ohne weiteres leuchtet ein, dass die nächste Ursache der raschen Bildung der starken Wülste in dem Aufhören der Spannung [1]) besteht, die zwischen dem Marke und dem Gewebe des Umfanges, der Epidermis, dem Collenchym und den Bündelringen, vorhanden ist. In der unverletzten Knolle befindet sich das Mark-Parenchym im Zustande positiver, das Gewebe des Umfanges, die Epidermis, das Collenchym und der Holzkörper, im Zustande negativer Spannung. Durch die Operation wird das Gleichgewicht zwischen dem inneren und äusseren Gewebe teilweise aufgehoben und das Mark vermag seinem Ausdehnungsbestreben zu folgen. Bildet sich an der Oberfläche des Wundkörpers eine Korkschicht und unter dieser nach und nach eine neue Rinde, so treten die natürlichen Verhältnisse wieder ein. Wie weit sich ohne die Hülle das Wachstum des Markes fortsetzen kann, wurde nicht untersucht. Wir dürfen jedoch annehmen, dass in der Grösse und

1) Ueber Gewebespannung im allgemeinen ist zu vergleichen *Pfeffer, W.*, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 2. Band. Leipzig 1904. S. 67 ff. Hier die ausgedehnte Literatur.

der Teilungsfähigkeit der Zellen Grenzen gegeben sind, die nicht überschritten werden können.

Unsere Wundgewebekörper bilden ein lehrreiches Beispiel für die unter den Pathologen besonders von *Weigert* [1]) vertretene Ansicht, dass die pathologischen Gewebewucherungen entstehen, „wenn irgendwie das normale Gleichgewichtsverhältnis der Gewebe und Gewebsteile zu einander gestört wird, wenn die physiologischen Schranken wegfallen, die ein Gewebsteil dem andern setzt". — Aber sie geben auch deutlich die Grenzen an, bis zu der die *Weigert*sche Erklärung reicht. Die Ursachen, welche zur Bildung des die Körper umhüllenden neuen Rindengewebes führen, haben mit den Spannungen im Marke nichts zu tun und sind offenbar ganz anderer Art. So zeigt sich also, dass die rein „mechanische" Auffassung der Neubildungsvorgänge im Gewebe schon in unseren verhältnismässig einfachen Fällen nicht ausreicht. Hinsichtlich der allgemeinen Erörterung des Gegenstandes sei auf die klare Darstellung *Marchands* [2]) verwiesen, in der auch die der *Weigert*schen mehr oder weniger verwandten Ansichten *Thierschs*, *Zieglers* u. a. besprochen werden.

Regeneration im Blattgewebe.

Obschon es ausser dem Plane dieser Arbeit liegt, auf die Regeneration der Gewebe am Blatte näher einzugehen, mögen hier doch einige Bemerkungen über gelegentlich gemachte Beobachtungen eingeschaltet werden.

Zunächst sei auf eine wichtige Tatsache hingewiesen. Eine Verletzung, die auf ein ausgebildetes oder doch schon aus der Knospe hervorgetretenes Blatt verhängnisvoll wirkt, kann an einem noch jungen Organ in der Knospe ungleich weniger schädliche Folgen hervorrufen. Nimmt man einem schon entwickelteren Blatte die ganze Lamina oder lässt selbst die untersten kleinen Fiederlappen stehen, so stirbt der Stiel meist rasch ab. Wird dagegen bei der Spaltung einer Knolle der Länge nach in zwei Hälften ein junges Blatt in der Nähe des Scheitels in derselben Weise verletzt, so kann der Stiel erhalten bleiben und sich bis zu

1) *Weigert*, Neue Fragestellungen in der pathologischen Anatomie. — Verhandlungen der Gesellschaft d. Naturforscher und Aerzte. 68. Versammlung zu Frankfurt a. M. Leipzig 1896. S. 121 ff.

2) *Marchand, F.*, Der Prozess der Wundheilung mit Einschluss der Transplantation. Deutsche Chirurgie. Lief. 16. Stuttgart 1901. S. 85 ff. Vergl. ferner *Ribbert, H.*, Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der allgemeinen pathologischen Anatomie. Leipzig 1901. S. 294 ff.

einem gewissen Grade entwickeln. Vor uns liegen zwei solcher Organe, das eine 21, das andere 11,5 mm lang; jenes auf halber Höhe annähernd 3, dieses 2,5 mm breit. An dem grösseren ist ein kleiner unterer Fiederansatz vorhanden, an dem kleineren fehlt jede Spur der Fläche. Bei beiden war durch den Schnitt die morphotische Oberseite bis zu einiger Tiefe abgehoben. Die Farbe dieser Körper war dunkelgrün und beide waren einwärts gekrümmt.

Die histologischen Folgen der Verwundung gewährten nicht unbeträchtliches Interesse. In beiden Stielen war in dem vorgewölbten Wundgewebe der Oberseite parallel eine Schicht kleiner collateraler Leitbündel erzeugt (Taf. X, Fig. 10). Diese lagen teils einzeln, teils zu zweien, das eine nach aussen, das andere nach innen gewandt. An allen äusseren Strängen war der Phloem-Teil auswärts, an den inneren bald ein-, bald seitwärts gerichtet. Besonders auffallend war, dass sich an ein paar Stellen zwischen den äusseren dieser kleinen Bündel in dem Parenchym Tangential-Wände gebildet hatten, die den Eindruck machten, als hätte hier ein Cambium-Ring entstehen sollen.

Da im normalen Blattstiel im mittleren Teile der Oberseite keine Stränge erzeugt werden, so liegt in den kleinen Bündeln der Oberseite der verletzten Stiele eine Neubildung vor, die schwer erklärlich ist. Die Tatsache deutet auf die grosse innere Verwandtschaft zwischen Stengel und Blattstiel hin.

Vor allem ist zu beachten, dass diese Vorgänge in Blattstielen stattfinden, die ihrer Flächen beraubt wurden. Solche jungen Glieder offenbaren in ihrem allerdings beschränkten Wachstum potentiell in ihnen schlummernde Fähigkeiten, die unter gewöhnlichen Bedingungen nicht zu Tage treten. Ob der Mangel der Fläche dabei besonders in Betracht kommt, bleibt einstweilen unentschieden.

Wir haben also, wie schon angedeutet, zwischen zwei Zuständen am Blatte zu unterscheiden, dem jungen, in dem es noch gänzlich vom Stengel ernährt wird, und dem späteren, in dem es sich selbst ernährt und dem Trag-Organ noch Nährstoffe zuführt. In diesen Zuständen zeigt das Gewebe des Stieles also sehr verschiedene Eigenschaften. Alles deutet darauf hin, dass im zweiten Zustande der Blattstiel von der Achse gar nicht mehr ernährt werden kann. Wie es sich mit dem Uebergange des ersten Zustandes in den zweiten verhält, wurde bisher nicht untersucht.

In dem eben besprochenen ersten Beispiele war der Blattstiel auf

der Oberseite verletzt. Figur 11 auf Tafel X führt einen Fall vor Augen, in dem die Unterseite bis zu einiger Tiefe abgehoben wurde. Hier war die Blattfläche erhalten, das Wachstum dementsprechend ausgiebiger. Auch hier wurde die Operation am jungen Organ ausgeführt; doch war es etwas älter, als die des ersten Versuches; es trat eben aus der Knospe hervor. Wie die Abbildung zeigt, war die untere grosse Bündelgruppe durch neue Stränge ersetzt, aber diese hatten im ganzen nur geringen Umfang erhalten. Stark entwickelt waren dagegen die schon vor der Operation vorhandenen beiden seitlichen Bündelgruppen. Offenbar handelte es sich hier um kompensatorisches Wachstum. Die übereinander liegenden zwei Schichten kleinerer Stränge erhöhen die Anomalie des ganzen Querschnittbildes.

An einem dritten Stiele endlich war die eine Flanke teilweise entfernt (Taf. X, Fig. 20), das Blatt im übrigen unverletzt geblieben. Auch hier waren Ersatzbündel erzeugt und zwar in beträchtlicher Zahl; die einen blieben klein, vier bestanden nur aus Phloem; die andern entwickelten sich bis zu mittlerer Grösse; die meisten lagen in kleinen Gruppen zusammen. Eine Anordnung wie in den zuerst beschriebenen Stielen war hier nicht vorhanden. Die Gruppierung des Ganzen wich am wenigsten von der normalen ab.

Nicht unerwähnt soll bleiben, dass an den Wundflächen der besprochenen Stiele die Oberhaut zum grossen Teile regeneriert war.

Rückblick auf die Gewebe-Metamorphosen.

Werfen wir zum Schlusse einen vergleichenden Rückblick auf alles in diesem Abschnitte Mitgeteilte, so ergibt sich, dass den Geweben des Kohlrabi eine grosse Fähigkeit zur Regeneration zukommt, dass vor allem das Mark des Kohlrabi ein wahrhaft proteisches Gebilde ist.

Unter gewöhnlichen Verhältnissen erzeugt es ein Netz konzentrischer Bündel. Unter Wundflächen vermag es Cambium und durch dieses collaterale Stränge zu bilden, deren Teile normal gelagert sind, der Siebteil nach aussen, der Gefässteil nach innen.

Weiter ist es imstande, eine primäre Rinde mit allen Bestandteilen, mit grünem Parenchym, Sklerenchym, mit Collenchym und Hartbastzellen, hervorzubringen.

Die regenerierte Rinde aber ist fähig, unter dem anfänglich entstandenen Korke eine neue Epidermis zu erzeugen, die der normalen

entweder völlig gleicht oder nur wenig davon abweicht, vor allem Spaltöffnungen bildet.

Erinnern wir uns endlich noch der Bildung des Phellogens mit dem Phelloderm am Umfange der Wundflächen und im Marke des Sprosses über der Knolle, so folgt, dass das Mark direkt oder indirekt alle Gewebe des vegetativen Körpers unserer Pflanze erzeugen kann. Diese Fähigkeit des Markes tritt jedoch nur dann zu Tage, wenn es auf natürlichem Wege durch Platzen der Knolle oder künstlich durch die Hand des Experimentators an die Oberfläche verlegt wird. Dies ist, wie schon früher hervorgehoben, der entscheidende Punkt. Durch Versetzung an die Oberfläche wird die Markzelle gezwungen, potentiell in ihr schlummernde, unter normalen Verhältnissen nie ans Licht tretende Eigenschaften zu offenbaren. Je nach dem Orte, den sie an der Lebenseinheit einnimmt, verhält sich also die Markzelle in sehr verschiedener Weise. Damit ist eine neue lehrreiche Bestätigung des Satzes geboten, der schon vor langer Zeit aus andern Tatsachen abgeleitet wurde.

Damals zeigten wir[1]), dass dieselbe Gruppe von Cambial-Zellen, je nachdem man sie das basale oder das Scheitelende eines Organs einnehmen lässt, zur Grundlage einer Wurzel oder eines Sprosses wird. Heute können wir den Satz auf die Gewebe ausdehnen. Am Marke des Kohlrabi lässt sich dartun, dass aus einem schon differenzierten, aber noch wachstumsfähigen Gewebe jede Zellenform hervorgehen kann, und zwar wieder je nach dem Orte, den der Experimentator ihr anweist.

Die allgemeinen Prinzipien der Metamorphose, welche für die Glieder des Pflanzenkörpers abgeleitet wurden, gelten demnach auch für die Elemente, aus denen sie aufgebaut sind. So löst sich das allgemeine Problem der Gewebe-Metamorphosen.

Die Spezifität der Zellen.

Mit den für den Pflanzenkörper festgestellten Tatsachen seien in aller Kürze die Erfahrungen verglichen, die von Histologen und Pathologen für tierische Gewebe gewonnen wurden. Wir glauben sie am besten in folgenden Sätzen *Marchands*[2]) wiedergeben zu können.

---

1) Ueber Organbildung im Pflanzenreich. I. Teil. Bonn 1878. S. 210 ff.

2) *Marchand, F.*, Der Prozess der Wundheilung mit Einschluss der Transplantation. Deutsche Chirurgie, Lief. 16. Stuttgart 1901. S. 83.

Auf die reiche Literatur über Regeneration der Gewebe im tierischen Körper kann hier nicht eingegangen werden. Man findet sie in dem eben angeführten

„Als allgemeines Gesetz der Regeneration gilt, dass die Neubildung eines Gewebes stets nur von dem Gewebe der gleichen Art ausgeht. Dabei kommt indessen eine gewisse Umwandlungsfähigkeit in ähnlicher Weise wie unter normalen Verhältnissen vor; die verschiedenen Formen der sogenannten Bindesubstanzen können bei der Regeneration in einander übergehen, aus Bindegewebe kann Knorpel und Knochen werden, die Arten des Epithels können ihre Zellformen verändern; aber wir sehen nirgends bei der Regeneration Zellen von der Beschaffenheit und Anordnung des Oberflächenepithels oder seiner Derivate aus Bindegewebszellen entstehen, ebensowenig wie quergestreifte Muskelfasern und Nervenfasern.

Im allgemeinen lässt sich also bei dem Ersatz von zerstörten Teilen im ausgebildeten Körper dieselbe oder eine ähnliche Beständigkeit der Gewebsarten nachweisen, wie bei der embryonalen Entwickelung. Es ist jedoch eine schwer zu beantwortende Frage, bis zu welchem Stadium der letzteren wir bei diesem Vergleiche zurückgehen können. Die Sonderung der Embryoanlage in drei Keimblätter bestimmt noch nicht vollständig die Histogenese der Organe, da die Differenzierung der einzelnen Gewebsteile in diesen auch während ihrer späteren Ausbildung noch fortschreitet. Wichtige Organe, wie z. B. die Leber, werden bekanntlich erst später angelegt.

Im allgemeinen kann man sagen, dass bei der Regeneration die Beständigkeit des Gewebscharakters durch denjenigen Grad der Differenzierung bestimmt wird, welchen die einzelnen Gewebe bei der definitiven Ausbildung der Organe erreicht haben.“ Soweit *Marchand.*

Auf Grund der eben angeführten und anderer Beobachtungen ist, wie bekannt, die Lehre von der „Spezifität“ der Zellen entstanden, die hauptsächlich von *Nussbaum*[1]), *Pfitzner*[2]), *Bard* u. A. vertreten wird. Sie sagt

Werke *Marchands*, sodann in *E. Zieglers* Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der pathologischen Anatomie. I. Bd. Jena 1905. S. 293 ff., 299, 302 u. s. w.

Ueber die jährlichen Fortschritte in der Lehre von der Regeneration und Involution berichtet in ausgezeichneter Weise *D. Barfurth* in den Ergebnissen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgegeben von *Merkel* und *Bonnet.* Wiesbaden.

1) *Nussbaum, M.*, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXI. Bonn 1893. S. 119 ff. — *Derselbe*, Die mit der Entwickelung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Sitzungsber. der niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1894.

2) *Pfitzner, W.*, Das Epithel der Konjunktiva. Eine histologische Studie. Zeitschrift für Biologie. Bd. XXXIV. 1897. S. 397 ff. — *Derselbe*, Zur pathologischen Anatomie des Zellkernes. Virchows Archiv. Bd. CIII. 1886. S. 275 ff.

aus, dass im Entwickelungsgange des Körpers seine Zellen mit der fortschreitenden Differenzierung innere Veränderungen erfahren, dergestalt, dass sie im allgemeinen nur noch Nachkommen der eigenen Art oder Form erzeugen können. Der Vorgang soll sich gewissermassen verhalten, wie die Artbildung im Pflanzen- und Tierreiche. Wie die Arten einer Gattung mit gemeinsamem Ursprung trotz ihrer Abstammung nur spezifisch gleiche Wesen erzeugen, so sollen auch die durch die Differenzierung spezifisch gewordenen Zellen des einzelnen Individuums nur ihres gleichen hervorbringen können.

Diese Lehre hat in *O. Hertwig* [1]) einen entschiedenen Gegner gefunden. Gestützt auf ein umfangreiches Material, das der Entwickelungsgeschichte, der normalen und pathologischen Anatomie entnommen ist, verteidigt er den Satz von der Artgleichheit aller Zellen des Körpers.

Da dem Verfasser eigene Erfahrungen auf dem Gebiete der tierischen Histologie nicht zu Gebote stehen, so vermag er sich nur mit aller Vorsicht ein eigenes Urteil zu bilden. Aus allgemeinen Gründen aber glaubt er sich auf die Seite *Hertwigs* stellen zu müssen. Ueber die Zellen des Pflanzenkörpers kann man bestimmt sagen, dass ihnen keine Spezifität zukommt. Schon *Küster* [2]) bemerkt beim Erörtern der Entstehung der Epidermis gewisser Gallen aus innerem Gewebe, dass hier von einer „Spezifität" der Oberhaut keine Rede sei. Wollte man den Gallen, diesen seltsamen Bildungen, eine besondere Stellung einräumen und den aus ihrem Verhalten gezogenen Schlüssen daher nur bedingte Gültigkeit beimessen, so liefern unsere Untersuchungen für die Gewebe der Pflanzen ganz allgemein den Beweis, dass sie artgleich sind. Aus den Markzellen des Kohlrabi können, wie wir gesehen, direkt oder indirekt alle Gewebe des Körpers hervorgehen: direkt die Elemente der primären Rinde, chlorophyllhaltiges zartwandiges Parenchym, Sklerenchym, Collenchym, Hartbast und Idioblasten verschiedenster Form; indirekt durch Cambium die Gewebeformen des Holzkörpers, Gefässe, Tracheiden, Holzzellen, Siebröhren, Geleitzellen u. s. w., endlich eine vollkommene Oberhaut indirekt durch Phellogen. In einem folgenden Abschnitte werden wir zeigen, dass man nicht nur die zartwandigen, sondern auch die mit collenchymatisch verdickten Wänden versehenen Elemente im inneren Gefässteile von Leitbündeln, scheinbar Dauerzellen, in den Wachstumszustand zurückführen, dass man sie zur Tei-

1) *Hertwig, O.*, Allgemeine Biologie. Jena 1906. S. 427 ff.
2) a. a. O. S. 232.

lung, zur Bildung von Cambium und durch dieses zur Erzeugung der Zellenformen des Weichbastes, der Siebröhren, Geleitzellen u. s. w. veranlassen kann. Im einen wie im andern Falle haben wir Metamorphosen der vollkommensten Art zwischen Gewebeformen vor uns, die jede Stufe der Entfernung von einander einnehmen. Allerdings, eine Siebröhre, eine Milchröhre, eine ausgebildete Sklerenchym-Zelle vermag keine Bast- oder Collenchym-Zelle zu erzeugen. Aber nicht darum, weil ihre spezifische Natur sie daran verhindert, sondern darum, weil sie die Fähigkeit zu wachsen verloren hat. Könnte ihr diese wieder verliehen werden, dann würde sie nicht nur ihres gleichen, sondern, — dies dürfen wir aus unseren Versuchen bestimmt folgern, — direkt oder indirekt jede andere Zellenform hervorbringen können.

So die Zelle der Pflanze. Sollte nun die des Tierkörpers sich wesentlich verschieden verhalten? Von vornherein wird man wenig geneigt sein, dies anzunehmen. Gewiss, wie die Arbeitsteilung, so ist auch die Gewebe-Differenzierung im Körper des Tieres ungleich weiter ausgebildet, als in dem der Pflanze, und es wäre daher in jenem eine Spezifität der erwähnten Art wohl denkbar. Erwägt man aber, dass die Zellen beider Reiche im wesentlichen denselben Bau, dieselbe Vermehrung haben, dass sie die wichtigsten physiologischen Eigenschaften teilen, dass die Gesetze der Vererbung für beide gleich sind, fasst man ferner alle von *Hertwig* vorgeführten Tatsachen ins Auge, so wird das Urteil nicht wohl schwankend sein können. Es spricht ausserordentlich viel für die Annahme, dass auch in der uns hier beschäftigenden Frage in den beiden grossen Reichen grundsätzliche Einheit herrsche.

Kompensation unter Geweben.
(Vikarierende Gewebe.)

Unsere nächste Aufgabe soll dahin gerichtet sein, die Leistungen bestimmter Gewebe kompensatorisch durch andere Gewebe erfüllen zu lassen [1]).

Versuche mit dem Kohlrabi.

Alle Bündel des normalen Holzkörpers, sowohl die Blattspurstränge, als die stammeigenen Bündel, die wir bestimmt als vorhanden annehmen dürfen, haben kollateralen Bau. Anders die Glieder des Netzes der Markbündel, deren Zusammenhang mit dem Holzkörper in der Einleitung beschrieben wurde: sie sind sämtlich konzentrisch gebaut. Wie sich im normalen Leben die verschiedenen Bündel in die physiologischen Leistungen teilen, ob ihr ungleicher Bau der Ausdruck ungleicher Funktionen ist, — das Wort ungleich entweder im quantitativen oder qualitativen Sinne genommen, — wissen wir nicht. Aus später anzuführenden Versuchen folgt jedoch unzweifelhaft so viel, dass der grosse Wasserstrom in der Pflanze sein Bett in den Strängen des allgemeinen Holzkörpers hat.

Wir wollen nun die Frage zu beantworten suchen, ob und bis zu welchem Grade sich die Leistungen des normalen Holzkörpers auf die Markstränge übertragen lassen, ob wir diese für jenen einschalten können, und ob sie, wenn dies möglich, sich dabei histologisch verändern.

Zwei Wege wurden eingeschlagen, um das Ziel zu erreichen. Der

1) Vergl. hiermit des Verfassers Arbeit: Zur Physiologie der Knollengewächse. Studien über vicarirende Organe am Pflanzenkörper. Jahrbücher f. wiss. Botanik. Bd. XXXIV. Berlin 1900. S. 1 ff.

Die wichtigste allgemeine Erörterung der Kompensationen und verwandten Gegenstände findet sich in der Schrift *H. Drieschs*: Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

S. ferner *Morgan, T. H.*, Regeneration. Deutsche Ausgabe. Leipzig 1907. S. 152 ff.

erste bestand darin, dass man in das Markgewebe einer Knolle die Knolle oder Blätter einer andern Pflanze durch Pfropfen einfügte; der zweite darin, dass man die Rinde und den Holzkörper der Knolle in ihrer mittleren Region abtrug. Mit dem ersten Verfahren sei begonnen.

1. Transplantations-Versuche.

a) Pfropfen von unbewurzelten Knollen auf Knollen.

Der Versuch ist einfach und leicht auszuführen. Zur Herstellung des Reises nimmt man eine mit mässig starker Knolle verschene Pflanze, beraubt sie ihrer Blätter bis auf die jüngsten in der Nähe des Scheitels, entfernt die Wurzel und das unterste Stammende und spitzt nun den unter der Knolle stehenden Teil des Trägers keilförmig zu. So das Reis. Als Unterlage dient eine im Topfe festgewurzelte Pflanze. Von ihr hebt man mit scharfem Schnitte den jüngsten Knollenteil, d. h. etwa ein Viertel bis ein Fünftel der Höhe der Knolle, ab, sodass das junge Markgewebe blossgelegt wird. Aus der Mitte dieses Gewebes wird nun mit einem dazu geeigneten Messer ein keilförmig gestaltetes Stück entfernt, dessen Grösse dem Keil des Reises entspricht, und dieses dann so in die Höhle eingefügt, dass es sich überall möglichst genau anschmiegt. Bei richtiger Anstellung des Versuchs ist ein Verband nicht erforderlich; will man ihn der Vorsicht halber anbringen, so ist er leicht ausführbar. Fügt sich das Reis nicht genau der Unterlage ein, dann ist es ratsam, die Wunde mit gutem Baumwachs zu verschliessen. Um Störungen fernzuhalten, überdeckt man die Objekte während der ersten 10—12 Tage mit Glocken.

Durch ihr Wachsen verrät die obere Knolle sehr bald, dass die Gewebe von Reis und Unterlage sich vereinigt haben. In der Verbindung bleiben beide, sofern sie derselben Rasse angehören, durchaus gesund. Die untere bildet im Boden reichlich Wurzeln, wächst aber, wenn man ihr die Blätter genommen hatte, nicht mehr in die Dicke. Waren ihr dagegen einige Blätter gelassen, so nimmt ihr Umfang der Ernährung entsprechend zu. An der Schnittfläche entsteht meist ein Wundgewebekörper, dessen Grösse, wie sich von selbst versteht, von dem Ernährungszustande abhängt. War der Keil des Reises nicht zu lang zugeschnitten, so wird dieses von dem Wulste emporgehoben. In einem Falle, wo der Keil 5 cm lang war, betrug die Hebung 12 mm, ein weiterer Beweis dafür, dass das innere Gewebe am Bau des Wundkörpers beteiligt ist.

Die Knolle des Reises hört infolge der mit der Operation verbundenen Ernährungsstörung rasch auf, in die Dicke zu wachsen. Sobald aber an der Verbindungsstelle mit der Unterlage eine genügende Anzahl von Leitbündel-Brücken erzeugt worden, bildet sie am Scheitel einen Zuwachs, der sich sowohl in die Länge, wie in die Dicke entwickelt und dessen Umfang den des unteren Teiles beträchtlich übertreffen kann. Man vergleiche das in Figur 2, Tafel XVII dargestellte Beispiel, in dem das Reis sich oben zu einer starken Knolle gestaltet, die Unterlage dagegen ihren Durchmesser nach der Operation nicht vergrössert hat. Bemerkenswert ist, dass die Knollen der Reiser, auch wenn sie vortrefflich gedeihen, in der Form doch von der normalen oft etwas abweichen; sie bilden kleine Buckel, wachsen oft einseitig stärker, sodass der Scheitel verschoben wird u. dergl. m., deutliche Zeichen, dass die Harmonie zwischen Reis und Unterlage, obwohl sie derselben Rasse angehören, doch nicht ganz vollständig ist.

Die anatomische Untersuchung ergibt, was man nach dem Verhalten der Objekte erwarten darf, dass die Gewebe des Reises mit dem der Unterlage innig verwachsen sind. Nur hier und da beobachtet man an der Einfügungsfläche des Reises einen kleinen Wurzelansatz. Auf die Einzelheiten des Baues der Verbindungszone brauchen wir hier nicht einzugehen; er zeigt die für fleischige Pflanzen charakteristischen Erscheinungen. Man gewahrt die bekannte gelbe oder braune Linie, die durch Brücken völlig verwachsenen Gewebes unterbrochen wird. Die Brücken bestehen teils aus Parenchym, teils aus Gefässbündeln. In beiden ist die Verbindung so vollkommen, dass sich bestimmte Grenzen meist nicht erkennen lassen. Das Parenchym zu beiden Seiten der Verwachsungsfläche hat sich lebhaft geteilt und stellenweise ein besonderes kleinzelliges Meristem gebildet, dessen parenchymatische Produkte teils dünn-, teils derbwandig sind, die derbwandigen mit reicher Tüpfelung der Wände. Auf der Seite der Unterlage sind ferner in dieser Region zahlreiche Bündel entstanden, welche mit denen der Brücken zusammenhängen, und an die sich auf der andern Seite die Stränge des Markes ansetzen. Alle diese teilweise sehr unregelmässig verlaufenden Bündel haben, soweit sich feststellen liess, konzentrischen Bau, wie die Markstränge. Im Ganzen genommen sind die Verhältnisse äusserst verwickelt. Ob dann, wenn örtlich eine Meristem-Zone entsteht, diese auf der dem Reise zugewandten Seite Phloem, auf der entgegengesetzten Xylem bildet, wurde bisher nicht sicher ermittelt.

Die Bündel der Verwachsungs-Zone vereinigen sich nun, wie erwähnt, mit den Markssträngen und treten durch diese in Verbindung mit dem normalen Holzkörper. Figur 15 auf Tafel X führt das Verhältnis vor Augen. Sie gibt das Bild einer 1,5 bis 2 mm dicken Gewebeplatte wieder, die von der halben Knolle mit der ihr angehörenden Hälfte des Reises hergestellt worden war, R das Reis, h dessen Holzkörper. Das Bündelnetz der ziemlich dicken Platte ist reich entwickelt. Die einzelnen Stränge sind teilweise stark gewachsen. Das Reis ist, wie gewöhnlich, an seinem untern Ende mit der Unterlage am innigsten verbunden; hier sieht man die meisten Bündelbrücken. Auffallend bedeutenden Umfang hat in dieser Knolle das Wassergewebe; es erstreckt sich über mehr als ein Drittel der Knollenhöhe. — Das Bündelnetz im Marke bleibt hinsichtlich der Zahl der Stränge unverändert. Wir schliessen dies aus Zählungen an zwei Objekten, die ergaben, dass die Summe und die Verteilung der Bündel auf dem Querschnitt einer mit einem Reise versehenen Knolle nicht merkbar von denjenigen abweichen, die für das normale Organ festgestellt worden waren. Die anfänglich gehegte Vermutung, dass von dem Reise aus eine direkte Bündelverbindung durch das untere wasserhelle Mark der Knolle mit dem Holzkörper des Trägers erzeugt werde, bewahrheitete sich nicht. Wohl aber vergrössert ein Teil der vorhandenen Bündel seinen Umfang. Dies lehrte schon die vergleichende Betrachtung der Querschnitte einer mit einem Reise verbundenen und einer normalen Knolle. Genauer noch ging es aus Messungen hervor. Wie früher mitgeteilt, haben die Markstränge des normalen Organs einen mittleren Durchmesser von 0,5 mm. Für 20 Bündel aus der mittleren Region einer mit einem Reise versehenen Knolle wurde dagegen ein Durchmesser von 1,33 mm im Mittel festgestellt. Dieser war also mehr als doppelt so gross, als jener. Die Vergrösserung beruht auf dem Wachstum der beiden Teile des Bündels, des Sieb- und Gefässteiles. Da dieser nach aussen gewandt ist, so ergeben sich interessante Verhältnisse. Es werden seinen primären Elementen von innen neue angefügt; weiter entstehen neben oder zwischen den vorhandenen neue Gruppen solcher Zellen, sodass endlich fast oder ganz geschlossene Ringe zustande kommen. Die ausgebildeten Bestandteile sind Gefässe, Holzzellen, einfache und konjugierte Elemente, die man nicht anders als Ersatzfasern bezeichnen kann, und derbwandige parenchymatische Zellen, also Formen, die nur zum Teil im gewöhnlichen Markbündel auftreten.

Die von einem völlig geschlossenen Holzteile umgebenen Bündel gewähren ein auffallendes Bild. Die Röhre von Xylemelementen, der auf der Innenseite das Cambium angelagert ist, das Cambium, das sich mit dem Schliessen der Röhre zur Untätigkeit zwingt, erscheinen wie eine Paradoxie. Man sieht alsbald, dass die Natur diese Bündel für solche Aufgaben nicht geschaffen hat.

Die Holzzellen, wohl die interessantesten Elemente des sekundären Zuwachses, sind sehr ungleich lang, je nachdem das Bündel gerade oder gebogen ist (Taf. III, Fig. 16). Ihre Wände führen verhältnismässig reiche Tüpfelung; die einzelnen Tüpfel sind klein und spaltenförmig behöft. Neben den echten Holzzellen kommen verwandte tracheidenartige Formen vor, die kürzer und weiter und deren Wände mit einfachen Tüpfeln versehen sind (Taf. III, Fig. 5). Diese Gestalten gehen allmählich in parenchymatische mit ebenfalls verdickten, reich getüpfelten Wänden über, welche den Umfang des Bündels einnehmen (Taf. III, Fig. 21). Ausser den Holzzellen fallen die eben als Ersatzfasern erwähnten Elemente auf. Sie sind einfach oder konjugiert (Taf. III, Fig. 15), ihre Wände mässig verdickt, die Tüpfel unbehöft, gross und in beträchtlicher Zahl vorhanden. Weiter findet man Gestalten, die den Ersatzfasern ähnlich, aber etwas kürzer sind und kleinere Tüpfel aufweisen. Auch sie haben Konjugations-Fortsätze, die aber zuweilen blind endigen. Von sehr ungleicher Länge, wie im normalen Bündel, sind endlich noch die sekundär gebildeten Gefässe, die einen mässig lang, die andern kürzer, selbst ganz kurz und von parenchymatischer Form.

Die physiologische Bedeutung der Zunahme der Bündel leuchtet ohne weiteres ein. Das Wachstum des trachealen Systems entspricht den gesteigerten Aufgaben, die den Strängen als stoffleitenden, vor allem als wasserleitenden Organen gestellt werden. Die Holzzellen lassen auf mechanische Leistungen schliessen, obschon der parenchymatische Schwellkörper der Knolle der zu tragenden Last wahrscheinlich völlig gewachsen ist. Als Mittel, das Reis in der Unterlage zu befestigen, es in dem Parenchym gewissermassen zu verankern, werden sie neben den Gefässen von Bedeutung sein. Auch mag sich diese im zweiten Jahre, wenn ein grosser Teil des Parenchyms abstirbt, noch beträchtlich steigern. Welchen Zwecken die übrigen vorhin genannten Elemente dienen, wurde nicht aufgeklärt; eine genaue Entscheidung darüber kämpft mit grosser Schwierigkeit. Vielleicht entstehen einzelne Formen lediglich aus morphotischen, aus korrelativen Gründen, nicht zum Verrichten besonderer Leistungen.

Wie wir gesehen, ist der Gefässkörper des Reises mit dem Markbündelnetze der Unterlage innig verwachsen, und es kann nicht bezweifelt werden, dass die Stoffleitung zwischen den verbundenen Körpern, vor allem der grosse Wasserstrom, durch das Bündelnetz stattfindet. Allein es drängt sich die Frage auf, ob nicht unter der oberen Wundfläche der Unterlage eine zusammenhängende Schicht von Elementen des Gefäss- und Siebteiles entstanden sei, die sich auf der einen Seite an die entsprechenden Zellenformen des Reises, auf der andern an die der Unterlage ansetze und somit eine direkte Verbindung zwischen beiden herstelle. Die Untersuchung zeigt, dass an der mit einem Reise verbundenen Unterlage die Gewebebildung an der Wundfläche nicht entwickelter ist, als an der Oberfläche der grossen Wundkörper, dass vor allem keine grösseren, Reis und Unterlage vereinigenden Bündelzüge darin erzeugt werden. Zum Ueberfluss wurde noch ein Versuch ausgeführt. Man entnahm der Wundfläche der Unterlage rings um das Reis einen Streifen des fraglichen äusseren Gewebes. Es fand sich, dass diese Operation keinerlei Einfluss auf die Ernährung des Reises hatte.

Aus allem folgt also, dass die Markstränge vikarierend für die allgemeinen Holzkörper eintreten, dass sie die Stoffleitung zwischen Reis und Unterlage im Markbereiche der letzteren übernehmen, dass sie besonders die Bahn für den grossen Wasserstrom von der Wurzel zu den Blättern des Reises bilden können. Wie dieser Vorgang im einzelnen verläuft, ist noch fraglich. Man wird zunächst geneigt sein, anzunehmen, dass das Wasser sich von der Wurzel durch den Holzkörper des festen unteren Stammteiles, von da durch den normalen Holzkörper der Knolle und von diesem aus durch die Markbündel zu dem Reise bewege. Der Umstand aber, dass die Verbindung der Markstränge mit dem Holzkörper in unseren Versuchs-Objekten nicht kräftiger war, als in der normalen Knolle (vgl. Fig. 15, Taf. X), legt die Vermutung nahe, dass das Wassergewebe dort in erhöhtem Masse in Anspruch genommen werde. In Knollen, wie der beschriebenen, erscheint es, um dies noch einmal hervorzuheben, wie ein Wasserbecken, in das die Markbündel hinablaufen. Versuche zur Entscheidung dieser Frage wurden bisher nicht angestellt, sollen aber noch ausgeführt werden.

Wie dem auch sei, den gesteigerten Aufgaben entsprechend, die an die Markstränge gestellt werden, wachsen sie und erreichen einen durchschnittlich so grossen Umfang, wie er den Bündeln der normalen Knolle nicht eigen ist.

b) Pfropfen von bewurzelten Knollen auf Knollen.

Durch die eben besprochenen Versuche ist entschieden, dass das Markbündel-System imstande ist, den grossen Wasserstrom in unserer Pflanze zu leiten, dass es für den normalen Holzkörper partiell vikarierend eintreten kann. Es bedürfte daher keiner weiteren Experimente. Wenn wir dennoch die schon ausgeführten durch andere ergänzen, so geschieht dies erstens deshalb, weil sich dadurch neue Erfahrungen über Ortsveränderungen der Glieder des Pflanzenkörpers gewinnen lassen, zweitens darum, weil dabei einiges Licht auf die Affinität der Gewebe desselben Körpers fällt.

Der zuletzt beschriebene Versuch wurde dahin abgeändert, dass nicht bloss die Knolle mit dem unteren Stammstücke als Reis benützt wurde, sondern dass man die Knollen mitsamt dem Träger und der Hauptwurzel der Unterlage einpflanzte. Diesen Versuch im einzelnen zu beschreiben, dürfen wir unterlassen. Es genügt die Angabe, dass der keilförmig zugespitzte Teil des Reises jetzt der Hauptwurzel angehörte, und dass man es der Unterlage in derselben Weise einfügte, die im vorigen für die Verbindung von Knolle und Knolle beschrieben wurde.

Solcher Verbindungen führte man in zwei aufeinander folgenden Sommern mit sorgfältig ausgewählten Pflanzen zehn aus. Davon gediehen vier mangelhaft, sechs dagegen vortrefflich. An diesen bildeten die Knollen der Reiser einen stattlichen Blätter-Apparat und Zuwachse von 60—70 mm Länge und 50—60 mm Durchmesser. Die Objekte machten den Eindruck vollkommenen Gedeihens. Zum Ueberwintern wurden sie ins Kalthaus gestellt. Im Februar, als das Wachstum begann, beobachtete man jedoch, dass die als Reiser dienenden Knollen in den unteren Teilen ihrer Achsen so reichlich Wurzelanlagen erzeugten, dass man glaubte, das Auftreten innerer Störungen annehmen zu müssen. Als gegen Mitte März die Achsen der Blütenstände schon einige Länge erreicht hatten, wurden die Versuche beendigt und die Verwachsungsflächen untersucht. Es fand sich, dass in allen sechs Fällen die Verbindung zwischen Reis und Unterlage sehr innig war, dass sich reichlich Bündelbrücken gebildet hatten, ein Verhalten, auf das man des Gedeihens der Objekte wegen bestimmt geschlossen hatte. Dennoch waren nach und nach innere Störungen entstanden. Dies folgte daraus, dass die Reiser dicht über den Verwachsungsflächen reichlich adventive Wurzeln gebildet hatten, an zwei Objekten in ausserordentlich grosser

Zahl. Sie waren aus dem cambialen Gewebe der oberen Region des keilförmig zugespitzten Teiles am Reise hervorgegangen und wurden sichtbar, sobald man die dünne Baumwachsschicht entfernte, die zum Verschlusse der Wunde angebracht worden war. Dazu kam, dass in zwei Fällen das Mark-Parenchym der als Unterlage dienenden Knollen der Hauptsache nach abgestorben war. Die Bündel waren von der Zersetzung nicht ergriffen und zogen sich als ein helles Netz durch die schwarz gefärbte Parenchym-Masse.

Aus dem Angeführten geht hervor, dass die Gewebe der Wurzel und des Markes unserer Pflanze zwar innig verwachsen können, dass sie aber dennoch nicht völlig harmonisch sind. Die durch ihre Verbindung in den Objekten hervorgerufenen Störungen machten sich bald früher, bald später geltend, traten aber immer auf. Von besonderem Interesse ist das Verhalten der Objekte, in denen Reis und Unterlage lange Zeit vorzüglich gediehen. Es erinnert an das der Opuntia-Sprosse, die man mit den gleichnamigen Polen verbunden hatte. Auch hier zeigten sich die inneren Störungen erst spät, nach Jahresfrist.

c) Transplantation von Blättern auf Knollen.

1. Transplantation junger Blätter in junges Mark.

Der Versuch wurde zunächst in der Art angestellt, dass man junge, kräftige, in Töpfen eingewurzelte Pflanzen auswählte, die Knollen, deren Durchmesser etwa 5 cm betrug, der Blätter beraubte, ihre Scheitelenden abtrug und nun dem zarten Markgewebe junge Blätter einpfropfte, die $^1/_5$ bis $^1/_2$ des Umfanges erreicht hatten, der ihnen im ausgebildeten Zustande eigen ist. Obwohl der Versuch unter Beachtung aller Vorsichtsmassregeln ausgeführt wurde, die die Praxis der Gärtner vorschreibt, ging doch stets eine Anzahl der Objekte zu Grunde. An der Einfügungsstelle des Reises in die Unterlage entstand Fäulnis, von der rasch die ganze Knolle ergriffen wurde. Andere Verbindungen blieben erhalten und es waren, wie die später vorgenommene Untersuchung lehrte, Bündelbrücken von den Blättern zu den Knollen gebildet worden. Allein die Blätter wuchsen nicht, sondern blieben auf der Entwicklungsstufe stehen, die sie beim Beginn des Versuches einnahmen. Das Experiment selbst wurde mit mehr als 20 Blättern ausgeführt.

Der Verlauf des Versuches liess sich auf verschiedene Weise deuten. Man konnte sich erstens vorstellen, dass die hier verbundenen Gewebe so disharmonisch seien, dass sie sich nicht erfolgreich vereinigen könnten.

Zweitens bot sich folgende Annahme dar. Die Knolle ist in der ersten Vegetations-Periode ein Speicher-Organ, das zwar an seinem Scheitel junge Blätter erzeugt, im wesentlichen aber den Anziehungsmittelpunkt für die von den Blättern gelieferten Assimilate bildet, diese an sich rafft. Werden nun alle entwickelten Blätter entfernt und in das Mark die jungen Organe eingepflanzt, so wirkt die Knolle auf diese nur stoffentziehend, vielleicht besser stoffraubend; daher die mangelhafte Entwickelung der angewachsenen Blätter, daher vielleicht auch der Verfall der übrigen Objekte.

Um zu entscheiden, welche der beiden Möglichkeiten zutraf, stellte man den Versuch von neuem und zwar in folgender Form an. Es wurde der Knolle wieder das Scheitelende genommen, sie wurde aber nicht aller ausgebildeten Blätter beraubt, sondern behielt deren drei oder vier. Sodann fügte man dem Marke zwei oder an grösseren Knollen drei Blätter ein, die zwar noch jung, aber fast vollständig entwickelt waren. Nunmehr gelang der Versuch. Einige Wochen nach Ausführung der Operation konnte man die Glocken, mit denen die Objekte bedeckt worden, allmählich entfernen und diese an Licht und Luft gewöhnen; schliesslich ertrugen die eingepflanzten Blätter die volle Beleuchtung durch die Sonne. Sie zeigten äusserlich keinerlei Abweichung von der normalen Form, erhielten sich frisch bis spät in den Herbst, länger, als die ungefähr gleich alten, am normalen Orte stehenden Glieder und starben dann erst langsam ab.

Dieses Ergebnis berechtigte zu dem Schlusse, dass die verbundenen Gewebe nicht disharmonisch seien und das Misslingen des ersten Versuchs lediglich auf Ernährungsstörungen beruhte. Allein diese Annahme erwies sich doch als irrig, wie die endliche Untersuchung offenbarte.

Reis und Unterlage waren in diesem, wie in allen ähnlichen Versuchen durch „Pfropfen in den Spalt" vereinigt, die Basis des Blattstieles dabei so zugeschnitten worden, dass die beiden grossen Flächen des Keiles der Ober- und Unterseite angehörten. Bald liess sich erkennen, dass nur die unterste und mittlere Region des Keiles bis höchstens zu seiner halben Höhe anwuchsen, nicht aber die oberen Teile. Hier entstanden daher kleine Höhlen. Um zu verhüten, dass sich darin Wasser ansammle und die Fäulnis der Gewebe hervorrufe, wurden sie mit Baumwachs verschlossen. Dieses war zähflüssig, drang nicht in die Tiefe und bildete nur auf der Höhe der Knollenschnittfläche einen Verschluss.

Als nach dem Absterben der Blätter das Wachs entfernt und damit die Höhlen geöffnet wurden, fand man, dass sich diese gänzlich mit kurzen Wurzeln gefüllt hatten, die von dem nicht angewachsenen Teile der Blatt-Basis ausgingen. Sie waren teils einfach, teils, und zwar der Mehrzahl nach, verzweigt. Bei der anatomischen Untersuchung trat weiter zu Tage, dass der Blattgrund auch in der Region der Verwachsung Wurzeln erzeugt hatte. Diese waren bis zu einiger Tiefe, bis zu 1—2 mm, in das Markgewebe der Knolle eingedrungen und hatten hier teilweise sogar kurze Seitenwurzeln gebildet. Ihr Wachstum war offenbar längst zum Stillstand gekommen. Gegen alle, sowohl die Haupt- wie die Seitenglieder, hatte sich das Mark durch kräftige Korkmäntel abgeschlossen und so die Eindringlinge unschädlich gemacht. Im übrigen waren, wie sich erwarten liess, Blatt und Knolle innig verwachsen. Besonders an der Spitze des Keiles waren starke Verbindungen zwischen den Bündeln des Blattgrundes und den Markssträngen hergestellt.

Ausser der Wurzelbildung zeigte die Blattbasis noch ein weiteres auffallendes Verhalten. Sie blieb, nachdem die Fläche und der Stiel bis in die Nähe der Verwachsungsstelle längst abgestorben waren, noch frisch und gesund, ja an einer Knolle, die man den Winter über erhalten hatte, fand man den Blattgrund mit seinen Wurzeln noch im Frühjahr lebendig.

Bei mehrfacher Wiederholung des Versuches beobachtete man nicht immer eine so grosse Anzahl von Wurzeln an der Basis des Blattreises, wie in dem beschriebenen Falle; stets aber waren Wurzeln vorhanden und bis zu grösserer oder geringerer Tiefe in das Gewebe der Unterlage eingedrungen.

Diese Tatsachen lehren, dass die Lebensdauer von Geweben selbst so kurzlebiger Organe, wie der Blätter unserer Pflanze, durch Verpflanzung an einen anomalen Ort und durch damit bedingte anomale Ernährung bis weit über die natürliche Grenze verlängert werden kann. Aehnliche Verhältnisse sind, soweit uns bekannt, bisher nur an Blättern beobachtet worden, die man von der Pflanze getrennt hatte, und die dauernd als Ernährungs- und wohl auch als Speicher-Organe dienten. Hinsichtlich anderer Organe mit normal kurzer Lebensdauer, die sich ebenfalls über die ihnen natürlich gesteckten Grenzen dadurch erhalten lassen, dass man sie ungewöhnliche Funktionen erfüllen lässt, sei an die Knollen der Kartoffel und der Oxalis crassicaulis erinnert. Allein das, was in diesen Beispielen als das eigentlich Erhaltende erscheint, die

dem Organ aufgenötigte physiologische Leistung, fehlt bei unsern Blatt-Basen. Sie verrichten keine Funktion mehr und werden von der Unterlage aus erhalten. Darin liegt das Eigentümliche und Ueberraschende.

Um zu der Wurzelbildung am Blattgrunde zurückzukehren, so spricht sich darin deutlich aus, dass das Organ, obschon innig mit dem Mark der Knolle verwachsen, doch an einem ihm nicht zusagenden Orte steht. Um einen bildlichen Ausdruck zu gebrauchen, kann man sagen, dass es sich zwar in den ihm aufgezwungenen fremden Platz am Körper einfüge, aber beständig gegen die ihm angetane Gewalt protestiere und sich dauernd zu befreien suche. Das Blatt verhält sich also ähnlich, wie die Wurzel. Die Gewebe des Blattgrundes und des Markes haben geringere Verwandtschaft, vegetative Affinität, miteinander, als die des dünnen Achsenteiles und des Markes; denn wenn an jenem auch, wie früher erwähnt, in und dicht über der Verwachsungs-Region hier und da Wurzeln entstehen, so treten diese doch an Zahl und Ausbildung weit hinter die an dem Blattgrunde beobachteten zurück.

2. Transplantation junger Blätter in altes Mark.

Es soll nunmehr der eben besprochene Versuch in einer etwas veränderten Form wiederholt werden. Wir nehmen Knollen des vorigen Jahres und verbinden sie mit den Blättern junger, kürzlich gezogener Pflanzen. Die Operation ist möglichst früh, im März oder spätestens im April, auszuführen, solange das Markgewebe noch fest ist. Aber wenn auch alle Vorsichtsmassregeln angewandt werden, geht doch immer ein Teil der Objekte zu Grunde. Das Gewebe der alten Knolle ist ungleich weniger widerstandsfähig, als das der jungen, und geht an den Wundflächen sehr leicht in Fäulnis über. Einige von den Verbindungen aber bleiben erhalten und zeigen nun bemerkenswerte Vorgänge.

Zunächst ist zu bedenken, dass bei dieser Versuchsform Reis und Unterlage in physiologischem Gegensatze stehen. Das Blatt erzeugt Assimilate und sollte sie an die Knolle abgeben; diese ist noch mit den Reservestoffen des vorigen Jahres versehen und bestrebt, sie jungen, wachsenden Organen zuzuführen. Nun hat man ihr aber den Scheitel genommen und sie bleibt daher gefüllt. Beide Organe, das Blatt und die Knolle, bilden Abstossungs-Zentren für die in ihnen enthaltenen Nährstoffe, und geraten somit in physiologischen Gegensatz.

Folge dieser anomalen Verhältnisse ist, dass die Blätter, sowohl die Fläche, als besonders der Stiel, in die Dicke wachsen und auf-

fallend steif werden. Die Stiele hatten am Anfang des Winters fast runden Querschnitt und einen Durchmesser von 8 mm. Beim Beginn des Versuches waren die Blätter nach oben gewandt. Im Laufe der Zeit bewegten sie sich, wie normale Organe, abwärts und waren schliesslich an ihrer Stiel-Basis scharf, und mit den übrigen Teilen, auch den Flächen, in weitem Bogen abwärts gekrümmt (Taf. XVIII, Fig. 1). Diese bildeten dabei infolge des starken und ungleichen Wachstums Torsionen und Einfaltungen. Am Grunde der Stiele, über den Einfügungsstellen, bildeten sich kleine Auswüchse, die teilweise aus Wurzelanlagen bestanden. — Die Blätter hielten sich im Glashause bis Anfang Dezember; dann starben sie rasch bis zur Einfügungsstelle ab.

Als eine der Knollen später untersucht wurde, fand man, dass auch hier das Gewebe des mit ihr verwachsenen Teiles der Blattstiel-Basis noch wohl erhalten war; weiter, dass auch er Wurzeln erzeugt hatte, die teils in kleine Gewebelücken, teils in das parenchymatische Gewebe des Markes selbst auf kurze Strecken eingedrungen waren.

Besondere Beachtung verdient der Blattstiel. Wie angegeben, wächst er nicht unbeträchtlich, ein Vorgang, an dem sich sowohl das Parenchym des Grundgewebes, als die Bündel beteiligen. Von den Veränderungen, die dabei stattfinden, geben die beiden Figuren 24 und 20 auf Tafel V eine Vorstellung; die erste nach dem Querschnitt eines normalen Stieles bei 10facher, die zweite nach dem Querschnitt des anomal gewachsenen Organes bei 7facher Vergrösserung gezeichnet, beide Schnitte der entsprechenden Höhe am Stiel entnommen. Man sieht, dass im anomalen Gebilde alle Stränge, sowohl die einzeln liegenden als die zu kleinen ringförmigen Gruppen geordneten, bedeutend an Umfang zugenommen haben; besonders fällt der grosse geschlossene Körper auf der Unterseite auf. Diese Bildungen sind dadurch entstanden, dass zwischen den Bündeln interfascikulares Cambium angelegt wurde, ein Vorgang, der nun je nach der Gestalt der Stranggruppen die Herstellung eines einseitig offenen oder ringsum geschlossenen Körpers zur Folge hatte. Am einzelnen Bündel sind beide Teile, der Gefäss- und der Siebteil, gewachsen. In jenem entstanden hauptsächlich Gefässe, ob auch Tracheiden, wurde nicht sicher ermittelt; von Holzzellen fanden sich nur vereinzelt kleine Gruppen; im Siebteil waren die bekannten Elemente erzeugt, daneben dünnwandiges Parenchym. Das ganze Querschnittsbild erinnert an Figuren, wie man sie bei den Sapindaceen beobachtet.

Das Wachstum der Blattfläche beruht auf starker Volum-Zunahme des gesamten Parenchyms und der Epidermis der Ober- und Unterseite; vereinzelt kommen im Pallisaden-Gewebe auch Teilungen vor. Der Durchmesser des hypertrophischen Gebildes senkrecht zur Fläche beträgt ungefähr das Dreifache von dem des normalen. Mit der Umfangzunahme des Parenchyms geht die der Bündel Hand in Hand; sowohl der Sieb- wie der Gefässteil vermehren die Zahl ihrer Elemente.

Die ganze mächtige Entwickelung des Blattes wird nun lediglich verursacht durch Ueberernährung; die Stauung der in dem Organ erzeugten Assimilate wirkt als Reiz auf das Parenchym und Cambium und veranlasst beide zu wachsen. Der Beweis ergibt sich daraus, dass sich an den mit jungen Knollen verbundenen Blättern nichts von den beschriebenen Erscheinungen zeigt, sie behalten die Eigenschaften gewöhnlicher Organe.

Unerörtert mag hier bleiben, ob es sich bei dem Wachstum der Blätter um die Wirkung der Assimilate im ganzen handelt, oder ob vielleicht einzelne Stoffe, oder einer allein, dabei massgebend sind. Hinsichtlich ähnlicher Verhältnisse wolle man einen späteren Abschnitt vergleichen.

Die Frage, ob die Knolle aus den Blättern gar keine Assimilate aufgenommen oder nicht doch eine geringe Menge davon gespeichert habe, wurde bisher nicht entschieden. Vermutlich schliesst sie sich nicht völlig ab, sondern der in ihr sich abspielende Stoffwechsel erschwert im Sommer nur den Nahrungszufluss aus den Blättern. Wahrscheinlich eignet sie sich dagegen im Herbste beim Absterben der Blätter alle darin enthaltenen Reserve-Stoffe an.

Denn es ist nicht bloss möglich, sondern sogar wahrscheinlich, dass solche Knollen mit zweijähriger Lebensdauer, wenn sie im zweiten Frühjahr verhindert werden, ihr Reservematerial abzugeben und nun die dadurch im Stoffwechsel entstehenden Störungen zu überwinden vermögen, am Schlusse der zweiten Vegetationsperiode in den Zustand zurückkehren, den sie im ersten Herbste einnahmen. Hauptsächlich wird dies die Fermente betreffen. Sie entstehen im Frühjahr und verschwinden vermutlich im Herbste oder schon früher wieder. Eine derartige Knolle wäre dann einem perennierenden Organ ähnlich, wie es manchen Begonien und anderen Arten eigen ist, und bei denen wir den angedeuteten Stoffwechsel vorauszusetzen haben.

Zur Ergänzung des Gesagten sei noch folgendes mitgeteilt. Die

eine der alten Knollen, die in Figur 1 Tafel XVIII abgebildete, überdauerte den zweiten Winter und starb auch im folgenden Frühjahr nicht ab. Sie erhielt sich auch im Sommer nicht nur, sondern begann an ihrer Schnittfläche von neuem zu wachsen und hügelige Wülste zu bilden, die am Schlusse des Herbstes bis zu 12 mm Höhe erreicht hatten. Endlich ging im nächsten Frühling aus der Cambiumregion ein Adventiv-Spross hervor, dessen Scheitel sich zu einer kleinen Knolle gestaltete (Taf. XVII, Fig. 5). Die Entstehung dieses Gebildes verrät deutlich, dass die alte Knolle wieder in den vegetativen Zustand zurückgekehrt war und darin verharrt hatte. Wäre es nicht so gewesen, so hätte sie einen Blütenstand hervorgebracht. Ihr Verhalten spricht also zu Gunsten der Ansicht über den Stoffwechsel in solchen Knollen, die eben angedeutet wurde.

In früheren Jahren vielfach angestellte Bemühungen, andre Knollen mit ebenfalls zweijähriger Lebensdauer, die der Kartoffel und der Oxalis crassicaulis, mehrjährig zu machen, scheiterten stets. Wohl gelang es, sie in den Grundstock der Pflanze einzuschalten und dadurch ihre histologische Beschaffenheit erheblich zu verändern, niemals aber wurde die innere Oekonomie, der Haushalt im Stoffwechsel, verwandelt. Was dort, wie es scheint, unmöglich ist, das lässt sich beim Kohlrabi erreichen, hier wurde eine am Blühen verhinderte Knolle im dritten Jahre wieder vegetativ. Ob sich der Versuch weiter ausführen lässt, ob sich in den folgenden Jahren die in der dritten Periode beobachteten Vorgänge wiederholen werden, steht noch dahin. Wie in einem folgenden Abschnitte gezeigt werden wird, dehnte sich unter bestimmten Bedingungen die Lebensdauer der Knollen auf fünf Jahre aus. Aber es ist fraglich, ob sich in diesen alten Gebilden noch die jährliche Periodizität im Stoffwechsel vollzog. Vielleicht dienten sie in den Lebenseinheiten, denen sie angehörten, nur noch als Leitungs-Organe. Hierauf kommen wir später zurück und wenden uns jetzt wieder unserer merkwürdigen Kohlrabi-Pflanze zu.

Sie hielt sich den dritten Winter durch; im Frühling schritt der Scheitel der Tochterknolle zur Bildung eines Blütenstandes. Um diese Zeit wurde ein Stück des Wulstes der Schnittfläche der Untersuchung geopfert, um den Zustand der ihr einst eingefügten Blattstielbasen festzustellen. Da machte man nun die Beobachtung, dass deren Gewebe noch frisch und wohlerhalten war; ja noch mehr, es fand sich daran eine Reihe junger Wurzelanlagen, deren Zustand schliessen liess, dass

sie erst vor nicht langer Zeit angelegt worden waren. Der Rest des einstigen Blattes hatte also nie aufgehört, gegen den ihm aufgenötigten Ort zu protestieren und dazu sogar die Nährstoffe verwandt, die er von der Unterlage bezogen. Diese Blattreste, die keinerlei Leistung mehr für den Organismus erfüllten, die Schmarotzern gleich in ihm lebten, waren jetzt zwei Jahre alt geworden! — Im natürlichen Lebenslaufe hätten sie es schwerlich auf ein Alter von sechs Monaten gebracht.

Aus diesen und den über die Verlängerung der Lebensdauer der Knolle vorgeführten Tatsachen folgt von neuem, dass der Experimentator imstande ist, die innere Natur eines Gewebes, die es in der ontogenetischen Entwickelung nach dem Prinzip der Arbeitsteilung erhalten hat, in nicht unbeträchtlicher Weise zu beeinflussen.

Die eben beschriebenen Veränderungen an den auf die alten Knollen gepfropften Blättern haben grosse Aehnlichkeit mit den an manchen Blattstecklingen beobachteten. Hier bestehen die Vorgänge, wie bekannt, darin, dass das Parenchym der Flächen erheblich an Volum zunimmt, dass besonders das Pallisaden-Parenchym sich ausdehnt, ja bei einigen Arten in Teilung übergeht. Weiter wächst der Stiel; seine Bündel nehmen an Umfang zu, in besonderen Fällen bildet sich zwischen ihnen interfascikulares Cambium, so dass ganze geschlossene Holzkörper mit den verschiedenen Elementen des Xylems zustande kommen.

Auf die Besprechung der Einzelheiten dürfen wir hier verzichten, und auf die Angaben *Mers* [1]), des Verfassers [2]), *Klebs'* [3]), *Lindemuths* [4]), *Riehms* [5]), *Knys* [6]) und endlich auf die eingehende Darstellung *Mathuses* [7]) verweisen.

1) *Mer*, Bulletin de la Société de Botanique de France. T. XXVI. (2. Série T. 1.) 1879. S. 1.

2) *Vöchting, H.*, Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, herausgegeben von *Pfeffer* u. *Strasburger*. Bd. 34. Leipzig 1900. S. 54. Randbemerkung.

3) *Klebs, G.*, Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903. S. 120.

4) *Lindemuth, H.*, Ueber Grösserwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach der Bewurzelung. Berichte d. D. Botanischen Gesellschaft, Bd. XXII. Berlin 1904. S. 171 ff. Gartenflora 1903.

5) *Richm, E.*, Beobachtungen an isolierten Blättern. Sonderabdruck aus der Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. 77. Stuttgart 1905. S. 281 ff.

6) *Kny, L.*, Abdruck aus der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift, herausgegeben von *Potonié* und *Koerber*. Neue Folge, III. Bd., Nr. 24. Jena 1904.

7) *Mathuse, O.*, Ueber abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen. Berliner Inaugural-Dissertation vom Jahre 1906.

Ob die Ursachen, die das Wachstum der Gewebe der Blattstecklinge und der gepfropften Blätter bewirken, dieselben sind, ist noch unentschieden. An den transplantierten Organen kommt, wie angegeben, vor allem, vielleicht ausschliesslich, anomale Ernährung in Betracht. Dies ergibt sich bestimmt aus dem physiologischen Gegensatze zwischen der alten Knolle und den Blättern. Ungewöhnliche Ernährung ruft gewiss auch das Wachstum der Gewebe in den Blattstecklingen hervor; aber zwischen den Blättern der beiden Versuche besteht doch ein Unterschied. Die gepfropften Organe vermögen wahrscheinlich vor dem Herbste keine oder nur sehr wenige Nährstoffe an die Knolle abzugeben, während die als Stecklinge behandelten ein meist umfangreiches Wurzel-System erzeugen und diesem ihre Assimilate zufliessen lassen. Es ist noch nicht ausgemacht, ob in den Stecklingen jemals eine Stauung der Nährstoffe stattfindet; dass sie, wenn vorhanden, hier geringer ist, als in den transplantierten Blättern, wird man bestimmt annehmen dürfen. Vielleicht liegt darin, dass die Organe aus dem Zusammenhange mit der Mutterpflanze gelöst und zu selbständigen Individuen gestaltet werden, eine Bedingung ihres anomalen Wachstums.

Rückblick.

Werfen wir zum Schluss einen vergleichenden Blick auf die drei Transplantationen, die mit den Gliedern unserer Pflanze ins Mark der Knolle vorgenommen wurden, so ergibt sich kurz folgendes.

Am vollkommensten gelingt die Verbindung, wenn man Knollen mit ihren tragenden Achsenstücken einpflanzt. Der nach der Verwachsung sich bildende Zuwachs der Knolle des Reises lässt keine oder nur geringe Störungen in seiner Gestaltung erkennen und es treten an der Basis des Reises keine oder nur sehr vereinzelte Wurzeln auf.

Weniger günstig ist die Verbindung, wenn man dem Marke der Unterlage die mit der Hauptwurzel versehene Knolle als Reis einfügt. Die Verwachsung kann auch jetzt vortrefflich sein und das Reis kräftig gedeihen, dennoch zeigt sich in der früher oder später eintretenden reichen Wurzelbildung am Grunde des Reises und vielleicht auch in dem in einzelnen Fällen beobachteten Absterben des Mark-Parenchyms der Unterlage, dass die Verbindung weniger harmonisch ist, als die erste.

Dasselbe gilt von der dritten Verpflanzung, die mit dem Blatte ins Mark vorgenommen wurde. Auch dabei können die Gewebe völlig verwachsen und die Objekte trefflich gedeihen; in der starken Wurzel-

bildung an der Basis der Blätter aber offenbart sich wieder deutlich die Disharmonie der Gewebe.

Dass das Gewebe des Stengels dem Marke der Knolle innerlich näher verwandt ist, als die der Wurzel und des Blattes sind, leuchtet alsbald ein; die Knolle ist ja nur ein Teil des Stengels. Am besten wird es sein, sich mit diesem einfachen Ausdruck zu begnügen, denn sobald man tiefer einzudringen versucht, ergeben sich grosse Schwierigkeiten.

Nur ein Gedanke, wohl der am nächsten liegende, mag hier angedeutet werden. Das Mark der Knolle führt konzentrische Bündel, die drei ihm eingepflanzten Organe dagegen haben kollaterale Stränge. Sollte hierauf allein das Verhalten der drei Verbindungen beruhen, so müssten alle drei entweder gleich gut oder gleich mangelhaft gedeihen. Nun verhalten sie sich aber verschieden, also müssen die Gewebe noch in anderer Art von einander abweichen. Da ist nun zu bedenken, dass der Stengel potentiell fähig ist, in seinem Marke konzentrische Bündel zu erzeugen, — man erinnere sich der Markbündel im untern Teile des Stengelstückes über der Knolle. Dieselbe Fähigkeit kommt auch dem Blattstiele zu, jedoch in geringerem Grade, — nur selten gewahrt man ein konzentrisches Bündel im Blattstiel. Die gleiche Potenz wird man auch der Wurzel zuschreiben müssen, wenngleich in noch schwächerem Grade, als dem Blatte; in ihr wurden zwar keine konzentrischen Bündel beobachtet, wohl aber entstanden sie unter besonderen später zu besprechenden Bedingungen in der Wurzel des Wirsing, Brassica oleracea f. sabauda, einer Pflanze, die unter normalen Verhältnissen nie solche Stränge erzeugt. Diese Abstufung in der Fähigkeit der drei verschiedenen Organe, konzentrische Bündel zu bilden, beruht offenbar auf Verschiedenheiten in der Organisation, in der Struktur. In ihnen aber wird man den Grund für solche Erscheinungen zu suchen haben, wie die im vorstehenden besprochenen. Hier sei wieder auf die Untersuchungen *Bertholds* hingewiesen, der, jedoch auf anderem Wege, in die Organisations-Verhältnisse des Körpers einzudringen bestrebt ist.

Disharmonien, wie wir sie hier bei der Verbindung von Gliedern desselben Körpers oder von Gliedern verschiedener Individuen derselben Rasse wahrgenommen, sind, soweit dem Verfasser bekannt, bisher nicht beobachtet worden. Besonders ist noch darauf hinzuweisen, dass in allen Fällen die Glieder in normaler Stellung, d. h. mit den ungleichnamigen Polen, vereinigt wurden.

Ueber weitere Untersuchungen, die die hier behandelten und verwandte Gegenstände betreffen, soll an anderem Orte berichtet werden.

2. Ringelungsversuche.

Das zweite Verfahren, Kompensationen in den leitenden Gewebe-Systemen des Markes und des normalen Holzkörpers herbeizuführen, bestand, wie früher angegeben, darin, dass man diesen entfernte.

Wie seit *Hansteins*[1]) Untersuchungen bekannt, hat der Ringelschnitt an dicotylen Stämmen mit markständigen Leitbündeln nicht den grossen störenden Einfluss, den er an Sprossen mit normalem Bau ausübt; an Zweigen des Nerium Oleander bleiben die Blätter über der Wunde meistens sämtlich erhalten. Da die Kohlrabiknolle ein so reiches Netz von Marksträngen besitzt, so war die Annahme begründet, dass selbst ein Ringschnitt, der nicht nur die Rinde bis auf das Cambium, sondern auch noch den normalen Holzkörper entfernte, keine oder nur geringe Störung verursachen werde. Der Erfolg bestätigte diese Erwartung jedoch nicht.

Jungen Knollen und solchen mittleren Alters wurden auf halber Höhe ringförmige Gewebestreifen von 4—5 mm Breite entnommen, die die ganze Rinde und den Holzkörper umfassten. Folge dieser Operation war, dass alle über dem Schnitte stehenden ausgebildeten und auch die meisten in der Entfaltung begriffenen Blätter abstarben, und damit die Pflanzen in ihrer Entwickelung bedeutend gehemmt wurden. Erst nach und nach entstand am Scheitelteil ein neuer Blätter-Apparat, der die Ernährung des Körpers übernahm und dessen Wachstum bewirkte, das aber in der Hauptsache auf den Scheitel beschränkt blieb.

An der Wunde bildeten beide Lippen Wülste, die obere den grösseren. An dieser enstand ein dichter Kranz von Wurzeln; aus der unteren gingen, jedoch nur ganz vereinzelt, Knospen hervor.

Der eigentliche Ringelschnitt, bei dem nur die Rinde und das Cambium entfernt werden, wurde deshalb nicht ausgeführt, weil die Operation unsicher ist. Der Ring lässt sich nicht als Ganzes ablösen und beim Schneiden ist die durch das Cambium gezogene Grenze schwer einzuhalten. Wenn wirklich angebracht, würde der Ringelschnitt höchst wahrscheinlich die beim Oleander beobachteten Folgen haben.

1) *Hanstein, J.*, Versuche über die Leitung des Saftes und Folgerungen daraus. Jahrbücher f. wissensch. Bot. II. Bd. Berlin 1860. S. 439 ff.

Ungleich störender, ja wahrhaft verhängnisvoll, wirkt der eben beschriebene Schnitt, in dem auf schmaler Strecke Rinde und Holzkörper entfernt wurden, wenn man ihn unter der Region ausführt, in der die Markbündel sich an die Stränge des allgemeinen Holzkörpers anlegen. Es sterben dann rasch alle Blätter bis auf die den Scheitel umhüllenden ab; darnach schrumpft die Knolle langsam ein, ohne jedoch zu Grunde zu gehen. Sie bleibt lange Zeit, selbst bis tief in den Winter, erhalten. Als Knollen, die im Juli operiert worden waren, im Januar untersucht wurden, fand sich, dass das ganze Mark-Parenchym sein Wasser abgegeben hatte. Die toten, völlig eingeschrumpften Zellen waren meist mit Luft gefüllt und daher von weisser Farbe. Auf dem Längenschnitte sah man in dem weissen Felde die Markbündel als engmaschiges grünes Netz, die der Länge nach verlaufenden dicht zusammengedrängt. Alle unter normalen Verhältnissen lebendigen Elemente der Bündel waren noch erhalten, ebenso die Zellen einer dünnen, die Bündel umhüllenden Parenchym-Schicht. Lebendig waren ferner noch die Elemente der Rinde und der Vegetations-Punkt mit den ihn umgebenden jüngsten Gliedern. Der Wasserbedarf aller dieser Teile war offenbar hauptsächlich von dem Mark-Parenchym aus gedeckt worden, das selbst dabei zu Grunde gegangen war. In wie weit anfangs auch das basale besondere Wassergewebe, das sein Wasser direkt aus dem Holzkörper beziehen kann, bei der Versorgung der Knolle mitgewirkt hatte, wurde bisher nicht festgestellt. Der Gegenstand bedarf zur Aufhellung noch weiterer Versuche, die in Angriff genommen sind.

Zur Ergänzung der bisher besprochenen Operationen haben wir nun noch eine solche auszuführen, in der der Knolle in mittlerer Region ein Gewebering von grösserer Höhe und Tiefe genommen wird, als sie die früher entfernten Streifen hatten. Die Höhe des Ringes soll nunmehr 3—4 cm und sein grösster radialer Durchmesser 6 bis 8 mm betragen. Wie zu erwarten war, treten wieder bedeutende Störungen ein. Alle entwickelten Blätter über der Wunde gehen zu Grunde, und da auch unter dieser keine vorhanden sind, so stockt die Ernährung zunächst völlig und es steht das Wachstum bald still. Der Körper schrumpft aber nicht, die Wunde vernarbt, und nach einiger Zeit nimmt der Scheitel seine Tätigkeit wieder auf. Es bilden sich neue Blätter aus, deren Umfang im ganzen zwar nur gering ist, die aber eine erneute Entwickelung der Knolle hervorrufen. Oben entsteht ein Zuwachs; auch im Bereich der von der Wunde umgrenzten Region

nimmt der Körper etwas zu. An einer Knolle gestaltete sich ein Achselspross zur Seitenknolle, die sich rasch entwickelte, den Scheitel zur Seite drängte, und nun die direkte Verlängerung der Achse bildete. Im ganzen aber war das Wachstum der Objekte gering; vor allem erfuhr der über der Wunde gelegene Teil nur schwache Dicken- gegenüber der beträchtlichen Längenzunahme. Beispiele mögen zeigen, wie sich der für uns wichtigste Teil, die Wund-Region, verhält. Der grösste Durchmesser einer Knolle gleich nach der Operation betrug 55,5 mm; nach Abschluss des Wachstums war er auf 61 mm gestiegen. In einem zweiten Beispiele ergaben sich die entsprechenden Zahlen 50 mm und 55 mm. In diesen beiden Fällen war der Zuwachs fast gleich gross. Geringere Zunahme zeigte ein drittes Beispiel. Nachdem die Operation ausgeführt worden, mass der grösste Durchmesser in der Wund-Region 48,5 mm. Als im Winter wieder gemessen wurde, fand man 50,5 mm; es hatte sich also nur ein Zuwachs von 2 mm gebildet.

Die histologische Untersuchung dieser Objekte wurde erst am Ende des zweiten Herbstes vorgenommen, als Blüten und Früchte erzeugt worden waren, als in den Knollen ein reger Stoffwechsel stattgefunden hatte und sie lange Zeit den grossen Wasserstrom geleitet hatten. Es fand sich, dass ein zusammenhängender Holzkörper nicht regeneriert worden war. Unter dem Kork und seinem nach innen erzeugten Gewebe, dünnwandigem und sklerenchymatischem Phelloderm, sah man bald fast unveränderte Markzellen, die nur ihre Wände etwas verdickt hatten, bald eine Schicht solcher, die in Teilung übergegangen waren, bald eine ähnliche Lage, in der sich ein eigentliches Cambium gebildet hatte. Da, wo dieses vorhanden, gewahrte man meist auch seine Produkte, kleine Weichbaststränge oder ganze Leitbündel. In diesen waren die Gefässe sehr kurz, fast parenchymatisch gestaltet; sie hatten netzförmige Wandverdickung oder spaltenförmige Tüpfel. Hier und da fand man solche Gefässe in kleinen Gruppen ohne dazu gehörige Weichbastbündel. Der tangentiale Längenschnitt lehrte, dass die Bündel wie die Gefässgruppen von unten nach oben verlaufende, mannigfach gewundene Züge darstellten, die durch einzelne kleine Querbrücken mit einander verbunden waren. War nur eine Meristemzone ohne Cambium entstanden, so hatten sich darin, wie in andern Wundflächen, Sklerenchym-Zellen gebildet.

In allen untersuchten Fällen war die regenerierte Gewebeschicht nur schwach entwickelt, nirgends eine Rinde vorhanden, wie wir sie an andern Wundflächen beobachtet haben.

Schon eine rasche Betrachtung dieser Verhältnisse genügte, um sich davon zu überzeugen, dass der beschriebene Gewebemantel nicht entfernt als Ersatz für den durch die Operation abgehobenen Holzkörper dienen konnte. Hier mussten die Markbündel kompensatorisch eingetreten sein. Dass es geschehen, ersah man aus dem Bau dieser Stränge. Ein grosser Teil von ihnen war gewachsen und hatte die verschiedenen Elemente erzeugt, die als Folge der Transplantation ganzer Knollen in das Markgewebe auftreten. Indem wir auf das darüber Gesagte verweisen, glauben wir hier auf die Anführung von Einzelheiten verzichten zu können.

Das Ergebnis unserer letzten Versuche, in denen mehr oder minder tiefe peripherische Geweberinge abgehoben wurden, entspricht nicht ganz den Erwartungen, die man glaubte hegen zu dürfen. Erwägt man das kräftige Gedeihen der Objekte, die durch Pfropfen einer Knolle in das Mark einer andern hergestellt wurden, so erscheint die im ganzen mangelhafte Entwickelung der geringelten Organe befremdend. Da jene Versuche beweisen, dass die Markbündel den grossen Wasserstrom zu leiten vermögen, so versteht man nicht, warum diese Stränge nicht auch in den geringelten Objekten vom Beginn des Versuches an vollkommen vikarierend eintreten. Wahrscheinlich wird die Sache dadurch zu erklären sein, dass es sich hier nicht bloss um mangelhafte Stoffleitung handelt, sondern dass durch die besondere Art der Verwundung unbekannte innere, vielleicht morphotische, Störungen hervorgerufen werden, die das ungenügende Wachstum der Objekte verursachen.

Den im Vorstehenden beschriebenen ähnliche Versuche mit anderen markbündelführenden Pflanzen wurden bisher nicht angestellt.

3. Partielle Entfernung des Markes.

Unsere letzten Versuche bedürfen noch einer Ergänzung: es ist festzustellen, wie die Pflanze sich dann verhält, wenn ihrer Knolle das Mark zwar nicht vollständig, aber doch auf beträchtlicher Strecke genommen wird, der normale Holzkörper dagegen der Hauptsache nach erhalten bleibt. Welcher Art werden die Störungen sein, die nach dieser Verletzung auftreten? Wie sich von selbst versteht, liess sich der Versuch nicht in der Form ausführen, dass nur das Markgewebe entfernt wurde. Es musste auf einer Seite eine so grosse Fläche von Rinde und Holzkörper abgehoben werden, dass man imstande war, das Mark der

mittleren Knollen-Region herauszuschneiden. Dies geschah nun möglichst vollständig ringsum so tief, dass nur eine dünne Gewebeschicht den Holzkörper bedeckte. Figur 4 nebenan, die den medianen Durchschnitt der Knolle nach der Beendigung des Versuches im Umriss wiedergibt, zeigt, wie gross die Höhle im Marke war.

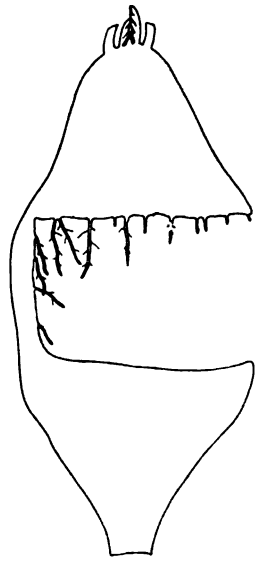


Fig. 4.

Verschieden von den Objekten des vorigen Versuches verloren die Knollen hier keine ihrer Blätter mit Ausnahme der dicht über der Oeffnung der Höhle stehenden, und es war daher ihre Ernährung ungleich günstiger. Auf mittlerer Höhe nahm ihr Umfang zwar nur wenig zu, wohl aber bildeten sie oben einen beträchtlichen Zuwachs, unter dem auf der Höhe des oberen Randes der Höhle ein wulstartiger Ring entstand.

Im ganzen also gediehen diese Objekte besser, als die der vorigen Versuche. Die teilweise Entfernung des Markes mit seinem Bündelnetze, auf das es ja wesentlich ankommt, wird leichter ertragen, als die Abhebung eines äusseren Geweberinges mit dem Holzkörper. Der grosse Wasserstrom in der Pflanze wird durch die Operation nicht unterbrochen, und da man die Erde der Töpfe stets genügend feucht hielt, so traten niemals die Verhältnisse ein, unter denen das Mark als Speichergewebe für Wasser in Anspruch genommen werden konnte. Auch die inneren Störungen waren hier offenbar geringer, als in den geringelten Pflanzen.

Als die Knollen im Winter untersucht wurden, fand man in der Höhle zahlreiche Wurzeln. Sie waren hauptsächlich aus der oberen, der basalen, Schnittfläche, sodann aus der vertikalen Wand, aus dieser aber in geringerer Zahl und überwiegend aus ihrem oberen Teile, hervorgegangen. Figur 4 deutet das Verhältnis an. An der Länge der Wurzeln verrät sich der Einfluss des Lichtes auf der vorderen und hinteren Region der Höhlenwand; doch mag auch verschiedener Feuchtigkeitsgehalt auf das Wachstum der Wurzeln eingewirkt haben.

4. Regenerationsversuche.

Im nächsten Abschnitte werden wir uns mit der Eigenschaft des Markes zu befassen haben, an seinen Bündeln leicht adventive Wurzeln und, wenn auch weniger leicht, adventive Sprosse zu erzeugen. Nach-

dem man mit dieser Fähigkeit des Markes vertraut geworden war, wurde versucht, anomale Lebenseinheiten mit besonderen Gewebe-Kompensationen herzustellen.

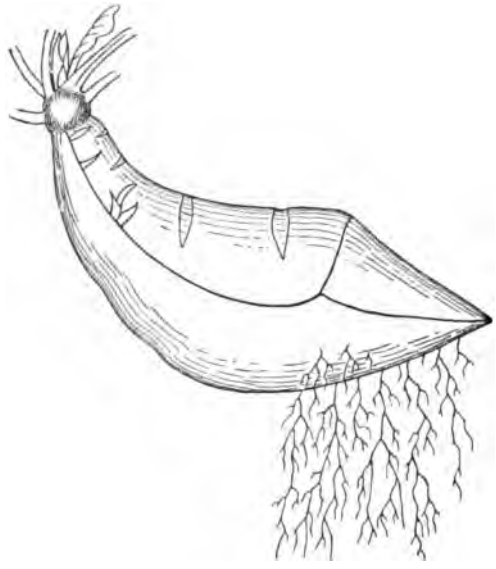


Fig. 5.

Der erste Versuch bestand darin, dass man Markstücke aus grossen Knollen herausschnitt und unter geeigneten Bedingungen zur Regeneration zu veranlassen suchte. Allein dieses Bemühen war erfolglos. Mochte man die Stücke im feuchten Raume im Dunkeln oder unter diffuser Beleuchtung halten, mochte man den Versuch bei hoher Temperatur im Sommer oder bei geringer Wärme im Winter anstellen, stets starben die Objekte ab. Grosse Stücke konnten im Winter zwei Monate und selbst noch länger am Leben erhalten werden; sie erzeugten aber keine Adventiv-Bildungen und gingen endlich stets zu Grunde.

Als die Versuche mit abgetrennten Markstücken fehlgeschlagen waren, wurde ein anderer Weg betreten. Man schnitt von den in unseren früher ausgeführten Versuchen durch Vierteilung entstandenen Knollenstücken solche ab, die am Markgewebe Wurzelanlagen gebildet hatten, und pflanzte sie, nachdem man die Schnittflächen mit desinfizierendem Kohlenpulver behandelt hatte, bis zu geringer Tiefe in feuchte Erde. Rasch entwickelten sich die auf den Markseiten vorhandenen Wurzelanlagen; weiter aber gingen neue adventive Wurzeln aus dem basalen Ende des normalen Holzkörpers hervor. Es war also nicht entschieden, ob die Markwurzeln allein imstande seien, die Wasserleitung zu befriedigen.

Um hierüber Klarheit zu erlangen, trennte man die durch Längenspaltung entstandenen Knollenhälften mit grossen Markgewebewülsten, die mit Wurzelanlagen versehen waren, von den Objekten ab, entfernte den unteren Teil bis zu etwa einem Viertel der Länge des Körpers und entfernte dann von dem bleibenden Teile durch schräge Schnitte den normalen Holzkörper an der Basis auf kurze Strecke. Die so gestalteten Stücke wurden nun mit der Markseite flach auf die feuchte

Erde eines Topfes gelegt. Wieder drangen die Wurzeln des Markes rasch in den Boden ein (Fig. 5). Bald begann der primäre Scheitel, wenn er vorhanden war, oder, wenn er fehlte, ein apikaler Achselspross, zu wachsen und Blätter zu bilden. Es wurde dafür gesorgt, dass in der Folge keine der Wurzelanlagen, die aus dem normalen Holzkörper hervorgingen, in den Boden gelangten. Diese Objekte erwiesen sich nicht nur als lebensfähig, sondern erzeugten später Blüten und Früchte.

In den beschriebenen Gebilden treten uns eigentümliche Lebens-Systeme gegenüber. Das Wasser und die darin gelösten Bestandteile werden von Wurzeln aufgenommen, die an ganz anomalen Orten stehen, an den Strängen des Markes, und durch diese dem allgemeinen Holzkörper zugeleitet. Die Markbündel treten hier also in besonderer Weise vikarierend für den Holzkörper ein.

Versuche mit Phyllocactus-Formen.

Den vorhin beschriebenen ähnliche Versuche wurden mit Sprossen der sehr verbreiteten Phyllocactus-Formen, meist Bastarden zwischen Phyllocactus phyllanthoides und Cereus speciosissimus, ausgeführt.

Der Bau der blattartigen Glieder darf als bekannt vorausgesetzt werden. Hier sei nur auf folgende für uns wichtige Punkte hingewiesen. In der hervortretenden Mittelrippe liegt der normale Holzkörper, dessen Gestalt rundlich oder elliptisch ist (Taf. XI, Fig. 19). Er besteht aus kräftigen, durch schmale Markstrahlen getrennten Strängen. Das Cambium bildet nach innen festes Holz, nach aussen einen aus sehr kleinen Elementen bestehenden Siebteil. Die Grenze des Bündels nach der Rinde hin nimmt eine wohlentwickelte Gruppe von Hartbastzellen ein.

In den Flügeln gewahrt man zahlreiche collaterale Bündel, teils einzeln liegend, teils zu kleinen Gruppen von zwei oder drei vereinigt. Die meisten von ihnen sind sehr klein, bestehen nur aus wenigen Gefässen und einem kleinen Siebteil. Sie treten auf dem Querschnitt noch weniger hervor, als in der schematischen Zeichnung. Etwas grösseren Umfang haben nur die eigentlichen Blattspur- und Achselsprossstränge, die schräg ab- und einwärts verlaufen, und über denen sich bei manchen Formen schwache Seitenrippen bilden. Wie die fleischigen blattartigen Rhipsalis-Sprosse erzeugen auch die Phyllocactus-Glieder im Bereich der Mittelrippe zwischen dem Holzkörper und dem Assimilationsparenchym kleine Bündel mit derselben Struktur, die den Flügelsträngen eigen ist.

Soviel über den Bau der Sprosse.

Die erste Frage, die mit ihnen zu lösen versucht wurde, lautete: Kann man den normalen Holzkörper örtlich ausschalten, und ist das Glied dann imstande, ihn durch Rindenstränge zu ersetzen? Können diese sich abnorm entwickeln?

1. Versuch.

Um die gestellte Frage zu beantworten, wurden kräftige Sprossstücke am basalen Ende auf einer Strecke von etwa 3 cm ihrer den Holzkörper enthaltenden Mittelrippe beraubt (Taf. XIX, Fig. 2); ferner wurde das Gewebe der Blattachseln mit Ausnahme der scheitelständigen bis zu solcher Tiefe abgetragen, dass alle vorhandenen Sprossanlagen, sowie die Herde für Adventiv-Knospenbildung entfernt waren. Dies war notwendig, um die Entstehung von Seitensprossen am Grunde der Glieder, die für den Verlauf des Versuches störend gewesen wäre, zu vermeiden. Nachdem sich die Wunden vernarbt hatten, setzte man die Triebe mit den beiden basalen Flügelenden so tief in die Erde, dass der mit dem Holzkörper versehene Teil reichlich einen Zentimeter über dem Boden stand, und behandelte sie nun nach den Regeln, die der Cacteen-Züchter bei der Vermehrung durch Stecklinge befolgt.

Nach einiger Zeit, meist freilich erst nach vielen Wochen, entstanden am unteren Ende der beiden Flügel, oder nur des einen, Wurzeln. Wiederholt gingen auch aus dem an der Basis des normalen Holzkörpers erzeugten Callus Wurzeln hervor, die aber, wie sich von selbst versteht, entfernt wurden. Die scheitelständigen Knospen entwickelten sich zu Trieben; beide aber, die Wurzeln wie die Triebe, wuchsen sehr langsam.

Von den so erzeugten Pflanzen blieben einige dauernd schwach und gingen endlich zu Grunde. Andere aber erstarkten nach und nach und erreichten stattlichen Umfang. Von dem kräftigsten unter diesen ist die Hauptachse mit einem Teile der Wurzelansätze und mit dem Ende des scheitelständigen Seitensprosses in Figur 4 auf Tafel XIX wiedergegeben. Dieser hatte allmählich zehn Tochterglieder hervorgebracht, von denen zwei wieder verzweigt waren; an einem Triebe entwickelte sich eine Blüte.

Als die Pflanze nach fünf Jahren der Untersuchung geopfert wurde, stellte sich heraus, dass bei weitem die meisten und stärksten Wurzeln an dem einen Flügel entstanden waren, während der andere nur wenige und schwächere aufwies. Dieses Verhältnis war im voraus aus der stark

entwickelten Innenseite des einen Flügels erschlossen worden, der derjenigen Seite angehörte, aus welcher oben das Spross-System entsprang.

Die anatomische Untersuchung bestätigte, was erwartet war. Der starke Flügel hatte auf seiner inneren Seite einen stattlichen Holzkörper hervorgebracht (Taf. XI, Fig. 22 unten), der andere sich dagegen nur unbedeutend verändert; an seiner Innenseite war eine kleine Gruppe von Bündeln nur wenig über den normalen Umfang vergrössert.

Der neu entstandene Holzkörper in dem starken Flügel hat rundlichen Umriss und zeigt auf verschiedenen Höhen ungleiche Zusammensetzung; bald wird er von vier, bald von fünf, bald auch nur von drei grossen Strängen zusammengesetzt. Unsere Figur 10 auf Tafel XI stellt einen Querschnitt mit vier Bündeln schematisch bei geringer Vergrösserung dar; an das eine legt sich eben ein von aussen kommendes an. Der Körper ist entstanden aus den kleinen Strängen, die in der Nähe des einst entfernten Holzkörpers in der Rinde verliefen. Damit hängt die verschiedene Zahl seiner Bündel auf den verschiedenen Höhen zusammen; die kleinen Rindenstränge verhalten sich in derselben Weise. Ob bei dem mächtigen sekundären Wachstum der Bündel auch Spaltungen in zwei oder selbst noch mehrere vorkommen, liess sich nicht nachweisen. Man darf jedoch als wahrscheinlich annehmen, dass Teilungen eingetreten waren; der Bau der Stränge weist darauf hin.

Die Zusammensetzung der Bündel weicht von der normalen etwas ab. Die inneren Gefässe sind von zartwandigen Elementen umgeben; dann folgt eine Gefäss-Zone mit echten dickwandigen Holzzellen — in der Figur durch radial verlaufende Striche, die Gefässe durch kleine Kreise oder Punkte angedeutet —; darauf eine solche, die an Stelle der Holzzellen wieder dünnwandige Elemente führt; darauf wieder eine Zone mit derben Holzfasern und hierauf endlich eine Schicht dünnwandiger Zellen, welche durch das Cambium begrenzt ist. Dieses bildet, von kleinen Unterbrechungen abgesehen, eine ringsum laufende Zone. Es hat nach aussen reichlich Weichbast erzeugt; der Hartbast dagegen fehlt völlig. Die grossen Bündel sind durch ungleich breite Parenchym-Streifen getrennt.

Ausserhalb des grossen Körpers war noch ein kleiner mit fünf Bündeln entstanden (Fig. 10 oben), die sich ebenfalls ungewöhnlich entwickelt, aber keine festen Holzzellen erzeugt hatten. Er vereinigte sich in geringer Entfernung unterhalb des in der Zeichnung dargestellten Querschnittes mit dem grossen Körper. — Auch einige von

den übrigen Bündeln des Flügels waren um ein Geringes gewachsen.

Der grosse kompensatorisch gebildete Körper setzte sich nun oben unmittelbar an den normalen Bündelring an und zwar, wie sich aus dem ursprünglich vorhandenen Bau ergibt, einseitig. Damit und weiter mit der Tatsache, dass auf derselben Seite oben das Spross-System stand, hing es zusammen, dass der seiner Anlage nach runde normale Holzkörper auf seinem ganzen Verlaufe durch den Spross einseitig entwickelt, dass er asymmetrisch geworden war. Die Bündel hatten auf der fraglichen Seite grösseren radialen Durchmesser, als auf der gegenüber liegenden. Auch der Bau dieser Stränge war nicht ganz normal. In der ersten Zeit nach der Operation hatten sich nur Gefässe und dünnwandige Elemente, keine Holzzellen gebildet. Diese waren erst später aufgetreten, aber nicht in so geschlossener Masse, wie sie den Bündeln einer normalen Pflanze eigen ist. Ein ähnliches Bild bot auch der erste sehr fleischige, radiär gebaute Seitenspross. Auch er hatte nur einen verhältnismässig wenig entwickelten Holzkörper. Erst die aus ihm hervorgegangenen Seitenglieder wiesen den gewöhnlichen festen Bündelring der Sprosse auf.

Hinsichtlich der näheren Angaben über den anomalen Bau der Stränge sei auf einen folgenden Abschnitt verwiesen.

Besonders zu beachten ist, dass die starken Wurzeln ausschliesslich am innern Teile des Flügelrandes entspringen; nur ein paar schwache treten jenseits der Mitte des Flügels auf. Da dessen ganzes Gewebe bis zum Rande von kleinen Strängen durchzogen ist, so sieht man von vornherein nicht ein, warum die Wurzeln nicht an beliebigen Orten in der Nähe der Schnittfläche entstehen. Dass sie fast ausschliesslich auf die innere Region beschränkt sind, — und es war dies, was ausdrücklich bemerkt sei, auch an allen übrigen Objekten der Fall, — kann offenbar nur in der Organisation des Sprosses begründet sein, der Flügel muss auf der Innenseite ein andres inneres Gefüge haben, als in seinem mittleren und äusseren Teile. — Ebenso ist jene Seite hinsichtlich der Bündel bevorzugt, nur aus den innersten kleinen Strängen geht kompensatorisch der Holzkörper hervor. Wahrscheinlich beruht auch sein Ort auf derselben Organisation, die den Ursprung der Wurzeln bestimmt.

Da, soweit sich beobachten liess, die ersten Wurzeln eher auftreten, als die Bündel sich zu verstärken beginnen, so könnte man sich auch vorstellen, dass von den Wurzeln oder von dem Holzkörper

oder von beiden zugleich Anstösse, Impulse ausgingen, die die Bündel zwischen ihnen zum Wachsen bestimmten. Doch scheint uns die Ansicht mehr für sich zu haben, dass der innere Bau, die Organisation des ganzen Gliedes, den Gang der Regeneration, sowohl der äusseren wie der inneren, bewirke.

Welche Ursachen aber auch zu Grunde liegen mögen, sie haben zur Folge, dass zwischen dem Holzkörper oben und dem Wurzel-System unten die kürzeste Verbindung hergestellt wird. Für die grosse Stoffbewegung ist eine Bahn geschaffen, die unter den bestehenden Verhältnissen die geringsten Widerstände bietet. Darin liegt das für die innere Oekonomie der Pflanze Bedeutungsvolle und zugleich das, was die allgemeine Betrachtung fesselt. Offenbar läuft der ganze Vorgang auf das Prinzip der kleinsten Wirkung hinaus und ist, teleologisch betrachtet, unter den gegebenen Bedingungen der zweckmässigste.

So das Ende des Vorgangs. Diesen selbst aber haben wir uns keineswegs als leicht vorzustellen. Vielmehr deutet alles darauf hin, dass er grosse Schwierigkeiten zu überwinden habe: das mangelhafte Gelingen oder selbst das Misslingen mancher Versuche, die Langsamkeit des Hergangs, verglichen mit der Regeneration abgeschnittener, nicht partiell ihres Holzkörpers beraubter Sprosse, und endlich der anomale Bau der Stränge. Gerade dieser Umstand lässt klar erkennen, dass, wenn scheinbar das ganze Glieder-System der Pflanze wieder in die gewöhnlichen Entwickelungsbahnen gelenkt ist, doch die inneren Hemmnisse noch fortwirken. Ob sie bei längerem Leben der Objekte gänzlich überwunden werden, oder ob die einmal vorhandene Abweichung vom Normalen sich dauernd als Störung geltend macht, bleibt noch zu entscheiden.

2. Versuch.

An den eben besprochenen schloss sich ein weiterer Versuch. Wenn der basale Rindenflügel, freilich als Teil eines grösseren Ganzen, sich zu bewurzeln vermag, so äussert er vielleicht auch dann diese Fähigkeit, wenn er aus dem Ganzen gelöst wird. Um dies zu entscheiden, wurden von breiten kräftigen Sprossen 5—7 cm lange Flügelstücke durch scharfe Schnitte abgetrennt und in ihrem basalen und mittleren Teile des Blattachselgewebes beraubt. Als die Wunden vernarbt waren, pflanzte man die Stücke mit dem basalen Ende bis zu geringer Tiefe in Erde. Nach längerer Zeit traten an einigen Ob-

jekten einzelne kleine Wurzeln auf; und zwar auch hier wieder an der inneren Seite der basalen oder etwas darüber am untern Ende der Längenschnittfläche (Taf. XIX, Fig. 8). Sprosse erschienen zunächst nicht, wohl aber im folgenden Jahre. Sie wuchsen sehr langsam. Am einen Stück bildete sich zunächst ein kleiner vierkantiger Trieb, aus dessen Scheitel im nächsten Jahre ein fünfkantiger, etwas grösserer, hervorging. Ein anderes Objekt erzeugte einen kurzen runden Spross, dessen Blätter, wie es schien, nach $^3/_8$ Stellung geordnet waren. Er stellte sein Wachstum bald ein, setzte es aber im nächsten Frühjahr wieder fort und entwickelte zunächst fünf Blattzeilen mit mehr und mehr hervortretenden Rippen. Dann schwanden drei Zeilen und es blieben nur zwei übrig, von denen nun nach geringer Verschiebung zwei um 180° von einander entfernte Flügel gebildet wurden (Taf. XIX, Fig. 8). Weiter aber brachte es keines der Pflänzchen, vielmehr begannen sie von den Scheitelenden der Sprosse her langsam abzusterben. Bevor auch die alten Flügel verfielen, unterwarf man sie der Untersuchung. Die oberirdischen Teile der beiden Objekte wurden schon gezeichnet, als sie noch frisch waren; erst später fügte man die unterirdischen dazu. Unsere Figur gibt das Bild des kräftigern der Objekte wieder.

Die übrigen Flügelstecklinge brachten es teils nicht zur Bildung von Wurzeln; andere erzeugten kleine Wurzeln, aber keine Sprosse, und wieder andere bildeten auch Triebansätze, standen dann aber im Wachstum still und gingen langsam zu Grunde.

Als von den beschriebenen beiden, am weitesten entwickelten Objekten das grössere anatomisch untersucht wurde, fand sich, dass über den Wurzeln, also wieder auf der morphotischen Innenseite der Flügel, zwei oder drei Stränge kräftig ausgebildet waren; dass ferner einige Bündel im mittleren und äusseren Teile der Flügel sich schwach vergrössert hatten. Die Lage und den Umfang der grossen Bündel im unteren und mittleren Teile des Flügels ersieht man aus Figur 17 auf Tafel XI; ihr Holzteil war in beiden Fällen nach innen gewandt. Sie hatten reichlich Gefässe, ferner Holzzellen erzeugt, diese erstens im innern, sodann im äussern Teile (Taf. XI, Fig. 15); zwischen den beiden Gruppen von mechanischen Zellen lag je ein Band dünnwandiger Elemente, denen Gefässe eingelagert waren. Zur Bildung ringsum geschlossener kleiner Holzkörper war es hier nicht gekommen.

Der Bau des zweiten Pflänzchens war ganz ähnlich. Die starken Bündel an der Innenseite des Flügels hatten dieselbe Lage und Orien-

tierung; im obern Teile verliefen sie nach dem Achselspross, wobei sie auseinander wichen und sich gegenüber stellten. Mit ihnen vereinigten sich die übrigen kleinen Stränge des Achselsprosses, die ebenfalls gewachsen waren.

Soweit die beiden Objekte. Ihre Lebensdauer war beschränkt und man erhielt nicht den Eindruck, als ob sie sich erheblich verlängern liesse. Sollte dies jedoch, vielleicht bei Anwendung geeigneter Objekte, gelingen, so wird es sich fragen, ob auf der Innenseite der Flügel ein geschlossener radiär gebauter Holzkörper zustande kommt. Vielleicht geschieht dies, doch darf man einstweilen begründete Zweifel hegen. Wenn in den Flügeln der Objekte des ersten Versuchs solche Körper erzeugt werden, so ist nicht zu vergessen, dass die Flügel dort Teile eines zwar verletzten, aber auch nach der Verletzung noch symmetrisch gebauten Ganzen bilden, das einen verlorenen radiären Gefässkörper zu ersetzen sucht. Bei dem abgelösten Flügel handelt es sich um ein durchaus asymmetrisches Gebilde. Soll darin nun ein radiär gebauter Bündelring erzeugt werden können? Von vornherein möchte man geneigt sein, die Frage zu verneinen. Weitere Versuche, die in Angriff genommen sind, werden sie hoffentlich entscheiden.

Wie man sieht, werfen Versuche, wie die hier beschriebenen, einiges Licht auf die der Forschung so schwer zugängliche innere Organisation unserer Körper und dürften auch deshalb nicht ganz ohne Interesse sein.

Versuche mit Mammillaria rhodantha.

Ein Versuch, der dem ersten an den Phyllocactus-Sprossen ausgeführten ähnlich war, wurde mit der Mammillaria rhodantha angestellt. Ueber den schon von *Schleiden*[1]) beschriebenen Bau dieser Pflanze sei nur folgendes kurz erwähnt. Um das fleischige Mark ordnet sich ein Ring von Bündeln, die entweder sämtlich oder doch der Hauptsache nach aus Blattspuren bestehen. Die von den Mammillen her eintretenden gemeinsamen Stränge durchlaufen in flachem Bogen die Rinde und geben hier zahlreiche kleine, ein Netz bildende Bündel ab. Die Figur 1 auf Tafel VI in *Schleidens* bekannter Arbeit gibt ein Bild der wesentlichen Verhältnisse. Nicht nur die Rinde, sondern auch das Mark ist mit zarten Strängen versehen.

1) *Schleiden, M. J.*, Beiträge zur Anatomie der Cacteen. Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. VI. Sér. T. V. St. Pétersbourg.

Der Versuch wurde nun in folgender Weise ausgeführt. Nachdem der Durchmesser des Bündelringes bestimmt worden war, stellte man dünne Holzplatten von einer Breite her, die etwas grösser war, als der Durchmesser des Ringes, und spitzte sie am einen Ende scharf schneidenartig zu. Sodann wurde am Sprosse auf etwa halber Höhe ein horizontaler Schnitt angebracht und darauf die Platte so tief in den Körper getrieben, dass der Bündelring im Innern völlig durchschnitten war.

Die Pflanzen ertrugen die gefährliche Operation. Sie standen anfangs zwar im Wachstum still, nahmen aber später die Entwickelung am Scheitel langsam wieder auf. Als sie nach einem Zeitraum von zweieinhalb Jahren untersucht wurden, fand man, dass sich zu beiden Seiten der Platte je eine Reihe kräftiger Bündel gebildet hatte, durch die die Verbindung zwischen dem oberen und unteren Teile des Bündelringes wieder hergestellt worden war. Die Platte selbst war von einem Korkmantel eingehüllt und hinter diesem zu ihren beiden Seiten das Gewebe in lebhafte Teilung übergegangen. Im Bereich dieser Zone verliefen die kompensatorisch erzeugten Stränge. Ob sie aus schon vorhandenen kleinen Bündeln hervorgegangen, oder neu gebildet worden waren, liess sich nicht mehr erkennen. Der Eindruck sprach dafür, dass sie sich wenigstens teilweise neu gebildet hatten. Auffallend war die Tatsache, dass sie in ihrem äusseren Teile reichlich parenchymatische, mit Spiralbändern versehene Zellen führten, ja dass diese an einigen Orten ganze Brücken zwischen den Strängen herstellten.

Bemerkt sei noch, dass an zwei Bündelenden über der Platte je eine Wurzel erzeugt war, von denen die eine fast horizontal, die andere vertikal im Gewebe auf kurze Strecke hinlief. Beide waren von Korkmänteln umgeben. Der Umstand, dass die Elemente der eigenen Wurzel dem Gewebe des Körpers wie fremde Bildungen gegenüberstehen, erscheint zunächst überraschend, vor allem, wenn man an das erste Hervortreten der Wurzelanlage an dem Bündel denkt. Man sieht, zwischen den Zellen der Wurzel und dem Gewebe der Achse herrscht keine Affinität, obwohl beide demselben Körper angehören. Doch wird die Disharmonie wahrscheinlich nur zwischen der Wurzelhaube und dem Stammgewebe vorhanden sein, nicht aber zwischen diesem und dem inneren Wurzelgewebe. Denn man darf bestimmt voraussetzen, dass das innere Gewebe der Wurzel, wenn man es durch Pfropfen dem Spross einpflanzte, sich mit seinem Gewebe unschwer vereinigen würde.

Zur Polarität der Gewebe.

Aus den Ergebnissen seiner Versuche über die Regeneration und Teilbarkeit der Glieder des Pflanzenkörpers, sowie besonders aus der Untersuchung der histologischen Vorgänge, die bei der Verwachsung von aufrecht und verkehrt transplantierten Sprossen, Knospen und Rindenringen stattfinden, zog Verfasser den Schluss, dass jede lebendige Zelle polar gebaut sei und dass die Polarität der Organe und des ganzen Körpers aus der Polarität seiner Elementar-Bestandteile folge[1]).

Gegen diese Auffassung hat *Morgan*[2]) Einwände erhoben, die wir nicht mit Stillschweigen übergehen dürfen. Der wichtigste Teil seiner Aeusserungen sei wörtlich angeführt:

„Vöchtings Schlussfolgerungen haben jedoch keine Allgemeingültigkeit, wie ich meine, speziell wenn man die jüngsten Experimente an Tieren in Betracht zieht. Ich glaube, dass es keinerlei weiteren Beweises bedarf, um die Unrichtigkeit des Satzes zu zeigen, dass die Eigenschaften des gesamten Organismus nur die Totalität der Eigenschaften seiner einzelnen Zellkomponenten sind. Die einzelnen Zellen sind doch im Organismus zu einem organischen Ganzen verbunden, und dies Ganze kann sehr wohl Eigenschaften haben, die von denen seiner Elemente durchaus verschieden sind, wie ja z. B. auch der Zucker ganz andere Eigenschaften hat, als seine einzelnen Komponenten, Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff.

Auch die Behauptung, dass gleiche Pole sich abstossen und ungleiche sich anziehen, lässt sich meiner Meinung nach in dieser Allgemeinheit nicht aufrecht erhalten. Schon bei Pflanzen gelingt es öfter,

---

1) *Vöchting*, *H.*, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892. S. 151 ff.

2) *Morgan*, *T. H.*, Regeneration. Deutsche Ausgabe von *M. Moszkowski*. Leipzig 1907. S. 245.

gleiche Pole miteinander zu vereinigen, und was die Tiere anbetrifft, so gelingt das Experiment, wie wir wissen, nicht nur bei niedern Organismen, sondern selbst bei so hoch organisierten Tieren wie dem Regenwurm und der Kaulquappe. Und selbst wenn bei der Vereinigung beider Pole manchmal Schädigungen auftreten, die in einigen Fällen, indessen fast niemals bei Tieren, zum Tode des aufgepfropften Stückes führen, so folgt daraus noch keineswegs, dass hier irgend eine physiologische Anziehung oder Abstossung der betreffenden Teile vorliegt. Ich glaube vielmehr, das liegt daran, dass ein verkehrt aufgepfropftes Stück grössere Schwierigkeiten bei der Heranziehung der Nahrung findet und dass, wie es bei Pflanzen der Fall zu sein scheint, der Transport der Nahrungsstoffe in den extremsten Fällen überhaupt unterbunden wird."

Hierauf erlauben wir uns, folgendes zu erwidern.

Nach den neuen Versuchen an Tieren scheint es in der Tat, als ob der polare Gegensatz an Teilen des Tierkörpers weniger ausgebildet wäre, als an den Gliedern der Pflanze. Wir verweisen auf die mancherlei von *Morgan*[1]) selbst und jüngst von *Korschelt*[2]) angeführten Tatsachen, die hier im einzelnen nicht besprochen werden können. Doch erhält man bei den meisten Versuchen mit anomal verbundenen Teilen den Eindruck, als sei ihre Dauer zu kurz gewesen und sie berechtigten daher nicht immer zu den Schlüssen, die man daraus gezogen. Die Sache ist vielleicht noch nicht ganz so weit aufgehellt, wie sie es zu sein verdient. Was aber die Pflanze anlangt, so wird es wohl bei dem bleiben, was ich angegeben habe.

Die mir zugeschobene Behauptung, dass die Eigenschaften des gesamten Organismus nur die Totalität der Eigenschaften seiner einzelnen Zellkomponenten seien, habe ich in dieser allgemeinen Form nicht ausgesprochen. Ich behaupte nur, dass eine bestimmte Eigenschaft der Glieder des Körpers, die Polarität, schon den Zellen zukomme. Wie jede lebendige Zelle Protoplasma, Zellkern und Haut hat, denen wieder bestimmte allgemeine Eigenschaften zukommen, so besitzt jede, gleichviel in welcher Form, die Struktur-Eigentümlichkeit der Polarität. Ist dies aber richtig, dann ergibt sich die Polarität der Glieder aus dem polaren Bau der Zellen. Diese Schlussweise ist unanfechtbar.

Was aber das Verhältnis der Zelle zum Organismus, die Abhängigkeit des Teiles vom Ganzen, anbetrifft, so stellte ich schon im Jahre

1) a. a. O. S. 221 ff.

2) *Korschelt, E.*, Regeneration und Transplantation. Jena 1907. S. 187 ff.

1877, zu einer Zeit also, wo der von *Schleiden* begründete cellulare Atomismus noch in voller Blüte stand, — besonders vertreten wurde er damals von *Sachs*, der später seinen Standpunkt jedoch völlig änderte, — den Satz auf, dass die allgemeine Funktion der Zelle durch ihren Ort an der Lebenseinheit, dem Lebens-System, bestimmt wird. Ferner bemühte ich mich, auf Grund meiner Versuche über Teilbarkeit des Pflanzenkörpers zu beweisen, dass dieser, um einen später von *Driesch* eingeführten Ausdruck zu gebrauchen, ein äquipotentielles System darstelle. Hierauf und auf die weiteren Folgerungen, die ich aus meinen Versuchen zog, darf ich mich meinem Kritiker gegenüber berufen.

Darüber aber, wie sich nun die Zellen des Körpers wechselseitig morphotisch beeinflussen, fehlt uns die Kenntnis. Dass sie in der Verbindung andere Eigenschaften zeigen können, als einzeln, lehrt die Beobachtung ja auch für äquipotentielle Elemente. Das von *Morgan* zur Erläuterung seiner Ansicht herangezogene Bild des Zuckers und seiner Komponenten scheint uns aber nicht glücklich gewählt zu sein. Die sich zum Zweck der Arbeitsteilung differenzierenden Zellen des Körpers verbinden sich nicht, sondern gehen auseinander hervor. Wenn wir aber durch Transplantation verschiedene Teile eines Organismus mit einander vereinigen, dann bewahrt im allgemeinen jeder Teil seine Eigenart.

Morgan[1]) selbst ist nun der Ansicht, dass die Polarität auf Spannungsverhältnissen beruhe, dass sie der Ausdruck der graduellen Schichtung der verschiedenen chemischen Substanzen sei, welche das Substrat für die Wirkung der eigentlich formbestimmenden Faktoren bilden sollen. Aus den verschiedenen Versuchen schliesst *Morgan*, dass Polarität nichts anderes sei, „als der Ausdruck gewisser Spannungen. Mit andern Worten, die Schichtung der Substanzen, welche die Polarität bedingt, hat eine tiefere dynamische Bedeutung, indem die Zug- und Druckmomente, die aus dieser Schichtung folgen, diejenigen Kräfte darstellen, welche die chemischen Vorgänge, die zur Differenzierung führen, veranlassen oder wenigstens regulieren".

Hinsichtlich alles Weiteren dürfen wir auf *Morgans* in jedermanns Händen befindliches Werk verweisen. Dass Spannungen in den Geweben unter den Schnittflächen der sich regenerierenden Objekte bestehen, unterliegt gewiss keinem Zweifel. Ob aber die Schichten chemisch ver-

1) a. a. O. S. 378 ff.

schiedener Substanzen vorhanden sind, wie sie hier vorausgesetzt werden, darf man bezweifeln; jedenfalls sind sie durchaus hypothetischer Natur. Was wir an *Morgans* Darstellung vermissen, ist das Eingehen auf die histologischen Verhältnisse der Verwachsungsflächen. Es will uns scheinen, als dürfe dieser Teil der Untersuchung nicht umgangen werden. Ich lade den verehrten Kollegen ein, die Verwachsungsfläche einer aufrecht eingefügten Knospe am Zweige der Cydonia japonica mit der einer verkehrt eingesetzten zu vergleichen. Die an den beiden Flächen schon mit einer guten Lupe zu beobachtenden Strukturen werden uns, wie ich hoffe, wenigstens soweit es die Pflanzen betrifft, einigen.

Nach diesen Vorbemerkungen wenden wir uns zur Untersuchung der Polarität eines Gewebes, das besondere Schwierigkeiten bereitet und bei dem die histologische Beobachtung so gut wie völlig im Stiche lässt, zu der des Markes des Kohlrabi.

Wie früher angeführt wurde, ist schwerlich daran zu zweifeln, dass in gewöhnlichen Organen alle parallel zu ihrer Längenachse gestreckten Elemente so gebaut sind, dass ihre Polarität und ihre Längenachse dieselbe Richtung haben, so zwar, dass im allgemeinen der Sprosspol nach oben, der Wurzelpol nach unten gerichtet ist. Die Parenchym-Zellen stellte ich mir in demselben Sinne, jedoch minder streng, polarisiert vor, derart, dass die Achse der Polarität mehr oder weniger weit von der Längenachse des Organs abweichen könne. Diese Annahme habe ich inzwischen aufgegeben und bin zu der Vorstellung gelangt, dass auch alle Parenchym-Zellen gleichsinnig parallel der organischen Längenachse polarisiert sind, dass aber ihre Polarität leichter beeinflusst werden kann, als die der langen Elemente des Bündels. Die Grundlage für diese Vorstellung bilden die mikroskopischen Beobachtungen, welche an den in anomalen Stellungen eingefügten und angewachsenen Gewebestücken, Rindenringen und Knospen gemacht wurden.

Die Deutung der Polarität des Gewebes unserer Knolle ist nun deshalb schwierig, weil die Markbündel ein Netz bilden, dessen Bestandteile bald vertikal, bald horizontal, bald in irgend einer Richtung geneigt verlaufen. Um in die verwickelten Verhältnisse einzudringen, stehen zwei Annahmen offen. Entweder die Polarität der Elemente des Bündels ist stets parallel zu seiner Längenachse gerichtet, also bald vertikal, bald horizontal, bald unter beliebigem Neigungswinkel verlaufend. Bei den nicht selten vorkommenden ringförmigen oder ellip-

tischen Gestalten hätte man sich vorzustellen, dass die einzelnen Glieder den Figuren entsprechend gleichsinnig polarisiert seien. — Oder es ist die Polarität der Elemente aller Bündel, wie die der parenchymatischen Markzellen, der Längenachse des Organs, der Knolle, parallel gerichtet; ihre Sprosspole sind nach oben, die Wurzelpole nach unten gewandt, gleichviel wie die Stränge verlaufen. Dass diese Annahme mit der Form der Bündel-Elemente wohl vereinbar sei, wurde schon vor geraumer Zeit für gewisse Strangfiguren in der Runkelrübe dargetan [1]).

Zur Entscheidung der Frage, welche der beiden Annahmen zutreffe, bieten sich zwei Wege dar. Der eine besteht in normaler und anomaler Verbindung von Geweben durch Transplantation, der andere in der Beobachtung der Regenerations-Erscheinungen. Unsere Knolle gewährt die Möglichkeit, beide Wege einzuschlagen.

a) Die Regenerations-Erscheinungen.

Um das Verhalten von apikalen und basalen Schnittflächen festzustellen, schnitt man Gewebestücke aus Knollen heraus, wodurch bald die eine, bald die andere Fläche blossgelegt wurde. Die schematische Durchschnittsfigur 6 zeigt eine basale und eine vertikale Fläche. Auf jener sind zahlreiche Wurzeln, und zwar über die ganze Fläche verteilt, entstanden; am dichtesten stehen sie am Rande, an der Durchschnittsstelle des normalen Holzkörpers. Weiter sind an der Vertikal-Fläche Wurzeln gebildet, hier aber nur in der oberen Hälfte und in geringerer, von oben nach unten abnehmender Zahl. Das in der Figur dargestellte Beispiel darf als dem durchschnittlichen Verhalten entsprechend bezeichnet werden. Neben ihm wurden andere beobachtet, in denen an der basalen Fläche hauptsächlich der Rand mit Wurzeln besetzt war, der übrige Teil nur wenige oder ganz vereinzelte führte, und wo die vertikale Fläche fast frei davon war. Und andere Fälle wurden wahrgenommen, in denen die ganze basale Fläche dicht bedeckt war und an der vertikalen die Wurzel-Region tiefer hinabreichte, als an der in der Figur abgebildeten. (S. Fig. 4 S. 123.)

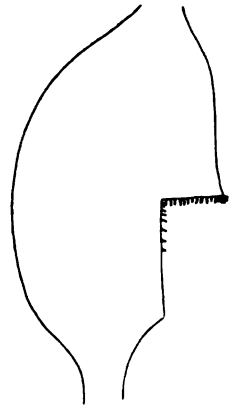


Fig. 6.

Im zweiten Versuch wurde eine apikale Schnittfläche blossgelegt, verbunden mit einer vertikal oder schräg von innen nach aussen ver-

1) a. a. O. S. 151.

laufenden. Wie Figur 7 lehrt, entstehen auf jener keine Wurzeln, wohl aber auf der geneigten Fläche und zwar hier wieder am reichlichsten am normalen Holzkörper und von da aus nach innen und unten in abnehmender Zahl. War die Schnittfläche nicht schräg, sondern vertikal gestellt, so bildeten sich an ihr die Wurzeln in ähnlicher Weise. Auch dieser Versuch ergab für die geneigte wie für die vertikale Wand verschiedene Bilder, die aber nach dem Gesagten nicht besprochen zu werden brauchen. Als wichtig ist hervorzuheben, dass an der apikalen Fläche niemals Wurzeln beobachtet wurden.

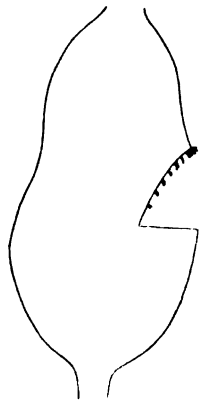


Fig. 7.

Allein hier liesse sich ein Einwurf machen. Wie bekannt, wirkt das Licht hemmend auf die Wurzelbildung. In unserem ersten Versuch ist die basale Schnittfläche am schwächsten, im zweiten die apikale Fläche am stärksten beleuchtet. Könnte nicht dadurch die Verschiedenheit der Wurzelbildung an den beiden Flächen verursacht worden sein? Dass dieser Einwurf nicht zutrifft, folgt aus verschiedenen Beobachtungen und Versuchen.

An einer schräg gestellten Seitenknolle war oben auf etwa halber Höhe ein klaffender Riss entstanden. Von den beiden dadurch gebildeten Flächen hat die basale reichlich Wurzeln sowohl am Holzkörper als in der Mark-Region erzeugt; an der apikalen sind so gut wie keine gebildet worden, nur unten vor der Bucht gewahrt man zwei kleine Gruppen. Wohl aber hat sich eine dicht unter ihr auf der Oberseite stehende Knospe zu einer kleinen Knolle gestaltet. Die beiden Flächen waren hier, wenn auch nicht ganz, so doch fast gleich stark beleuchtet.

An dem eben besprochenen Objekt war der Riss aus unbekannten Ursachen spontan entstanden. Von der dabei gewonnenen Erfahrung ausgehend, stellte man einen einfachen Versuch an. An einer jungen, kräftigen Knolle wurde auf halber Höhe durch schräg verlaufende, bis etwa zur Knollenmitte reichende Schnitte ein keilförmiges Gewebestück ausgehoben, so dass eine breite Wunde entstand, die durch zwei unter gleichen Winkeln geneigte Flächen begrenzt war. Die Pflanze erhielt von da an horizontale Stellung, mit nach oben gewandter Wunde. An ihr waren nun die beiden Flächen so gleichmässig beleuchtet, wie möglich. Wie erwartet, bildeten sich wieder nur an der basalen Fläche Wurzeln (Fig. 8). Die Wiederholung des Versuches lieferte dasselbe Ergebnis.

Aus dem Mitgeteilten folgt, dass der Ort der Wurzeln an der basalen Schnittfläche durch die Polarität bewirkt wird. Höchst wahrscheinlich hat das Licht hemmenden Einfluss, aber dieser ist, wenn vorhanden, so gering, dass er gegenüber dem von der inneren Ursache ausgehenden beträchtlich zurücktritt.

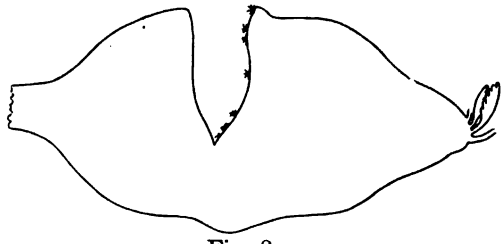


Fig. 8.

Um das Verhalten geneigter Wundflächen noch weiter zu beobachten, verfuhr man in folgender Weise. An rasch wachsenden Knollen wurden auf der Oberseite, nicht weit unter dem Scheitel, durch schräg verlaufende Schnitte Gewebeinseln abgehoben, so dass das Mark bis zu einiger Tiefe blosslag. Dieselbe Operation wurde auf der Unterseite der Knollen ausgeführt. Die nach unten gewandten Wundflächen veränderten ihre Lage nur wenig, die der Oberseite dagegen infolge des Wachstums der Knolle beträchtlich, selbst soweit, dass sie vertikal gestellt waren. An den unteren Flächen entstanden Wurzeln erstens an dem durchschnittenen normalen Holzkörper und zwar auf der oberen Hälfte, die dem Scheitel des ganzen Organs zugewandt war; zweitens auf der Markfläche, hier in wechselnder Zahl. Die oberen Flächen brachten bald keine Wurzeln hervor oder bildeten sie an der oberen Wundlippe des normalen Holzkörpers oder endlich, jedoch nur ganz vereinzelt, an den aufrecht gestellten Flächen auch am Markgewebe.

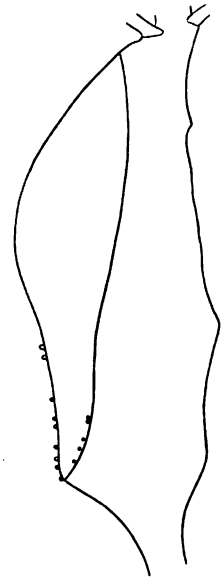


Fig. 9.

An anderen Knollen wurden durch schräge Schnitte grosse freie Wundflächen gebildet, die aufrecht geneigt verliefen. Wie an den daraus hervorgehenden Gewebewülsten die Wurzeln entstanden, zeigt Figur 9, an der die rechte Umrisslinie die Grenze des unverletzten Knollenteiles, die linke die Höhe des Wulstes und die mittlere dessen vordere Grenze angibt. Wenn überhaupt, so bildeten sich Wurzeln nur im unteren Teile des Wulstes, wenige am normalen Holzkörper, etwas mehr am Markgewebe.

Wir haben nun noch einen Blick auf die vertikalen Flächen zu werfen. Schon die Figuren 4 und 5 lehrten Beispiele des Entstehens der Wur-

zeln an ihnen kennen; ein weiteres zeigt Figur 10, die das durchschnittliche Verhalten solcher Flächen andeuten mag. Sie lassen Wurzelanlagen aus ihrem unteren und mittleren Teile hervorgehen, aus dem oberen nicht oder nur selten. Die Verteilung der Anlagen ist verschieden. In der Regel finden sie sich im unteren Teile zahlreicher, weiter oben sparsamer, doch kann auch das umgekehrte Verhältnis vorkommen. Ebenso ungleich ist die Zahl der Wurzeln. Bald ist die Fläche dicht damit bedeckt, bald treten sie nur vereinzelt und zerstreut auf.

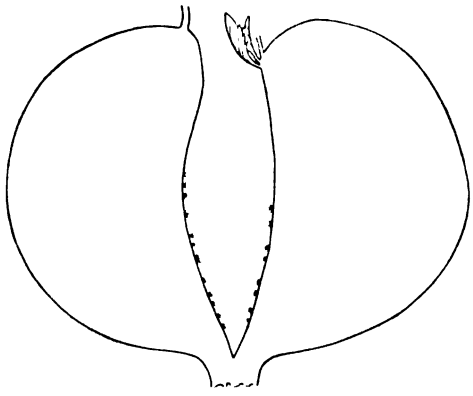


Fig. 10.

Ueber die Zeit der Entstehung der Wurzeln in den verschiedenen Regionen sei noch bemerkt, dass sie sich gewöhnlich zuerst am normalen Holzkörper und darnach im zentralen Teile des Markes bilden.

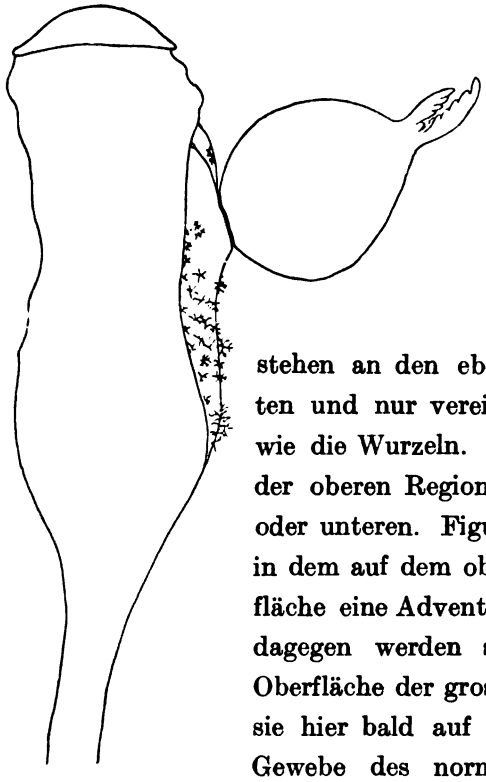


Fig. 11.

Adventive Knospen entstehen an den eben besprochenen Wundflächen selten und nur vereinzelt, niemals in so grosser Zahl, wie die Wurzeln. Soweit beobachtet, gehen sie aus der oberen Region hervor, nicht aus der mittleren oder unteren. Figur 11 führt ein Beispiel vor Augen, in dem auf dem oberen Teile einer vertikalen Schnittfläche eine Adventiv-Knolle erzeugt war. — Häufiger dagegen werden sie, wie früher erwähnt, an der Oberfläche der grossen Wülste gebildet. Man gewahrt sie hier bald auf der Fläche, bald am Rande, dem Gewebe des normalen Holzkörpers entspringend. Meistens treten sie auch hier nur einzeln auf, seltener zu mehreren. Als Ausnahme ist ein Fall zu bezeichnen, in dem 18 solcher Knospen erzeugt wurden, 12 auf der Markfläche, 6 aus dem Gewebe des normalen Holzringes.

Eine Ausnahme anderer Art gewährt besonderes Interesse. An einer künstlich hergestellten vertikalen Schnittfläche waren im Sommer und Herbste zahlreiche Wurzeln entstanden, die, wie meist immer, kleine Gruppen bildeten. Die Pflanze wurde erhalten, blieb bis in den Sommer hinein frisch und begann dann langsam von oben her abzusterben. Um diese Zeit sah man aus dem oberen Teile der Wundfläche kleine Hügel hervorwachsen, so zahlreich, dass sie endlich dicht gedrängt standen (Taf. XIX, Fig. 13, die den oberen Teil der Fläche darstellt). Die grössere Zahl gehörte dem Mark, eine kleinere der Cambial-Region des normalen Holzkörpers an. Später bildeten sie sich auch auf den tiefer gelegenen Teilen der Fläche, blieben hier aber im Wachstum zurück. Aehnliche Hügel traten vereinzelt auch in der unteren nicht verletzten Region der Knolle auf. An der Wundfläche waren sie teilweise unter den Wurzelgruppen erzeugt, was sich aus den auf ihrer Oberfläche stehenden Wurzelresten deutlich ergab. Aus einer Reihe von diesen Hügeln gingen nun bald an der nach oben gewandten Seite, bald an tiefer gelegenen Orten Adventiv-Knospen hervor. In der Figur ist eine solche angedeutet, andere wurden entfernt, um die Gestalt der Hügel deutlicher hervortreten zu lassen.

Ueber den anatomischen Bau dieser Gebilde sei kurz folgendes bemerkt. Wie Längen- und Querschnitte lehren, wird die Mitte der schmalen Basis von einem grossen Gefässkörper eingenommen, der von einem Parenchym-Mantel umgeben ist. Von jenem werden Zweige abgegeben, die annähernd nach der Art von orthogonalen Trajektorien durch das Knöllchen bis an seinen Umfang verlaufen. Die Zweige bestehen teils aus einzelnen Strängen, teils aus kleinen Bündelgruppen mit elliptischem oder kreisförmigem Umriss. Der Bau dieser Bündel ist collateral, und es sind in den Gruppen die Gefässteile nach innen gewandt. Ausserdem finden sich noch, einzeln verlaufend, konzentrische Stränge mit allen Eigenschaften der Markstränge. In welcher näheren Beziehung die verschiedenen Bündel unter einander stehen, wurde nicht aufgehellt. Der ganze Bau der Körper war durchaus eigentümlicher Natur.

Es traten sonach an diesen Wundflächen im ersten Jahre Wurzeln, im zweiten Knospen auf. Durch welche besonderen Ursachen diese Erscheinung bewirkt wurde, liess sich nicht ermitteln. Dass Knospen in der tiefen Knollen-Region entstanden, wird wahrscheinlich darauf beruht haben, dass das Organ von oben abstarb. Laubzweige, die

verhindert werden, an den mittleren und apikalen Teilen ihre Triebe zu bilden, lassen sie ja auch unschwer an der Basis entstehen. Die inneren Vorgänge an unserer Wundfläche aber, die zu der Bildung der verschiedenen Produkte führten, bleiben einstweilen unaufgeklärt.

Fasst man die bisher gewonnenen Erfahrungen über die Regenerations-Erscheinungen zusammen, so ergeben sich folgende Regeln.

An jeder basalen Schnittfläche, mag sie senkrecht oder geneigt zur Längenachse des Organs verlaufen, entstehen leicht und meist reichlich Wurzeln; sie bilden sich am normalen Holzkörper und — der für uns wichtigste Punkt — an den Bündeln der Markfläche; hier hauptsächlich im mittleren Teile. Sie gehen ferner aus vertikal gerichteten Schnittflächen hervor und zwar überwiegend aus deren unterer und mittlerer Region. — An apikalen Schnittflächen, die horizontale Richtung haben, bilden sich keine Wurzeln; aus apikalen geneigten Flächen gehen entweder ebenfalls keine hervor, oder sie entstehen, besonders an grossen, stark geneigten Flächen, in geringer Zahl in ihrem unteren Teile. Dem oberen Teile dieser geneigten und vor allem der horizontalen apikalen Fläche entspringen dagegen nicht selten Adventiv-Knospen, die sich im ersten Jahre fast immer zu Knollen gestalten.

So die allgemeinen Regeln. Ausnahmen davon sind selten, treten aber unter besonderen, noch nicht aufgehellten Bedingungen auf. Wir haben hier vier zu nennen, die im Laufe mehrerer Jahre beobachtet wurden. Erstens bildeten sich an den apikalen Schnittflächen zweier Knollen, denen Knollen derselben Rasse in der früher angegebenen Weise als Reiser eingefügt worden waren, Wurzelanlagen in beträchtlicher Zahl; sie blieben unter den ungünstigen äusseren Bedingungen kurz und stellten nur kleine, über die ganze Fläche verbreitete Hügel dar. An einer dritten derartigen Verbindung entstanden nur drei solcher Anlagen, die erst bei näherer Untersuchung auffielen. Wodurch wurde nun das seltsame, aller sonstigen Erfahrung widersprechende Verhalten der Scheitelflächen dieser Unterlagen verursacht? Kein Gedanke liegt näher, als der, dass vom Reise ein Einfluss auf die Unterlage ausgegangen sei und diese zu dem anomalen Wachstum bestimmt habe. Möglich, dass ihr Wurzel-System im Boden nicht in innerer Harmonie mit der oberen Knolle stand und sie daher zur Bildung der heteromorphen Glieder veranlasst wurde. Das Wechselverhältnis zwischen Reis und Unterlage birgt so viel Rätsel, dass man keinen Grund hat, sich über solche Erscheinungen zu wundern.

Diesen drei Ausnahmen gesellt sich eine vierte von anderer Art zu. Wir erwähnten vorhin einer Knolle, an deren durch Wegnahme des Scheitels gebildeten Schnittfläche die auffallend grosse Zahl von 18 Adventiv-Knospen entstand. Merkwürdiger Weise brachte die Fläche teils mit, teils schon vor den Knospen auch Wurzeln hervor, die sich vielfach verzweigten und über die Fläche hinwuchsen. — Die Beobachtung wurde im Winter gemacht, und da der Umstand, dass die Wurzelanlagen sich hier ausbildeten, auf geringe Lichtwirkung hindeutete, so tauchte die Frage auf, ob nicht dadurch auch die Anlagen selbst bewirkt worden seien. Vielleicht war auch die allgemeine Stimmung der Pflanzen im Winter anders als im Sommer. Um darüber Klarheit zu erlangen, wurden solche apikalen Schnittflächen durch Stanniol-Hüllen verdunkelt. Allein dieser Versuch lieferte dasselbe Ergebnis, das man im Sommer erhalten: es entstanden unter den Hüllen keine Wurzeln. Das beschriebene Beispiel bildet also eine seltene Ausnahme, deren Erklärung einstweilen nicht möglich ist.

Sehen wir von den genannten Ausnahmen ab, so gelten die vorhin aufgestellten allgemeinen Regeln für die Wurzel- und Sprossbildung, und wir haben nun zu untersuchen, mit welcher der beiden früher entwickelten Annahmen sie am besten übereinstimmen.

Stellen wir uns zunächst vor, die Elemente des Bündels seien seiner Längenachse parallel polarisiert. Dann ergibt sich, dass durch den eine basale Fläche blosslegenden Markquerschnitt an allen von unten nach oben, gleichviel ob vertikal oder geneigt verlaufenden, Strängen Wurzelpole freigelegt werden; dasselbe gilt für die aufwärts gerichteten Teile der zahlreichen kreis- oder ellipsenförmig gestalteten Bündel und mancher ähnlichen Gestalten; an den abwärts gewandten Teilen dieser Figuren aber legt der Schnitt Sprosspole bloss. Die Fläche ist also mit freien Polen der beiderlei Art versehen; die Wurzelpole überwiegen zwar der Menge nach beträchtlich, doch sind auch die Sprosspole in nicht zu unterschätzender Zahl vorhanden. — Umgekehrt verhält sich die apikale Schnittfläche; hier sind wesentlich Sprosspole, daneben in geringerer Zahl Wurzelpole freigelegt.

Wie sich die Verhältnisse an geneigten Schnittflächen gestalten, bedarf nach dem eben Angedeuteten keiner besonderen Erörterung; die aufrecht geneigten gleichen mehr oder weniger der apikalen horizontalen, die abwärts geneigten entsprechend der basalen Fläche. Was endlich die vertikale Schnittfläche anlangt, so legt sie, wie ohne weiteres ein-

leuchtet, an den in den verschiedensten Richtungen verlaufenden Strängen teils Wurzel-, teils Sprosspole, vielleicht in annähernd gleicher Zahl, frei.

Nehmen wir dagegen an, dass alle Elemente des Markes, des Parenchyms und der Bündel, gleichsinnig von unten nach oben, im allgemeinen also parallel der Hauptachse des Körpers, polarisiert seien, dann ist alles weit einfacher. Jeder apikale horizontal oder aufrecht geneigte Schnitt legt dann nur Sprosspole, jeder basale quer oder geneigt verlaufende Schnitt nur Wurzelpole frei. Wäre die vertikale Schnittfläche ideal, so würde sie keine Pole aus dem Zusammenhange lösen. Da aber sowohl durch den Schnitt selbst als durch seine Folgen zahlreiche Elemente zerstört werden und deshalb eine sehr unregelmässige, unebene Fläche entsteht, so ergibt sich, dass daran auch zahlreiche Pole der beiderlei Art blossgelegt werden. Dasselbe gilt von den Flächen, die stark geneigt und nach oben gewandt sind, an denen ferner durch das sekundäre Wachstum mancherlei kleine Aenderungen in den ursprünglichen polaren Verhältnissen entstehen mögen.

Soviel über die aus den beiden Annahmen sich ergebenden Folgerungen.

Mit welcher Annahme stimmen nun die vorgeführten Tatsachen am besten überein? Uns scheint kein Zweifel darüber zu bestehen, dass sie zur Entscheidung für die zweite führen. Nur an der apikalen Schnittfläche entstehen Knospen, an der basalen nur Wurzeln, jene selten, diese zahlreich. Sollte die erste Annahme zutreffen, so dürfte man häufige Ausnahmen von der Regel erwarten; Wurzeln und Knospen müssten an der apikalen, wie an der basalen Schnittfläche gemischt auftreten. Dies aber geschieht nicht, die wenigen unter besondern, noch unaufgehellten, Bedingungen entstandenen Ausnahmen kommen nicht in Betracht.

Für die Polarität des einzelnen Bündels ist also nicht sein Verlauf, seine eigene Achse, massgebend, sondern die Richtung des Körpers, von dem es einen Teil bildet. Dieser Gedanke mag beim ersten Eindruck befremdend scheinen, dennoch ist es der natürlichere und es werden durch ihn manche Schwierigkeiten beseitigt. Man erwäge folgendes. Alle Gewebe gehen aus dem Urmeristem des Scheitels hervor. Wie wir kürzlich von neuem dargetan haben, muss der Bau dieses Meristems schon polar sein. Geht man von dieser Vorstellung aus, so ergibt sich die zweite unserer Annahmen ohne weiteres, während die erste zu sehr verwickelten Folgerungen führt. Bei der Umwandlung

der Meristem-Zellen in die Elemente aller von der geraden Richtung abweichenden Bündel müsste ihre Polarität in der mannigfaltigsten Weise verändert, häufig sogar umgekehrt werden. Ein solcher Vorgang wäre schon an sich schwer verständlich; er wird um so unwahrscheinlicher, wenn man nach seinen Ursachen fragt. Es ist nicht zu ersehen, was ein so verschiedenes Verhalten der Plerom-Zellen herbeiführen könnte, ein Punkt, der um so mehr in die Wagschale fällt, wenn man bedenkt, wie schwer die Polarität im Folge-Meristem umzukehren ist.

b) Transplantations-Versuche.

Bis hierher haben uns die Regenerations-Erscheinungen geführt. Sehen wir nun, ob sich durch Transplantation Erfahrungen gewinnen lassen, die unsere zuletzt gezogenen Schlüsse bestätigen.

Bei der Ausführung der Versuche leiten uns folgende Voraussetzungen. Ist die erste der beiden im vorigen entwickelten Annahmen richtig, dann wird es nicht schwer sein, Teile unserer Pflanze in verkehrter Stellung in das Mark einzufügen. Auf den grossen Berührungsflächen werden stets so viele ungleichnamige Pole aufeinander stossen, dass die Verbindung erfolgreich werden muss. Trifft dagegen die zweite Annahme zu, so kann der Erfolg der Versuche verschieden sein. Entweder vereinigen sich die in verkehrter Richtung zusammengefügten Teile mangelhaft und es treten daher früher oder später am Reise allein, oder am Reise und an der Unterlage, Störungen im Wachstum auf. Oder die beiden Teile verbinden sich, indem zwischen ihnen Bündelbrücken gebildet werden, die im Sinne der Polarität der vereinigten Flächen gebogen sind. Geschieht dies, dann wird das Reis sich wohl entwickeln, die Gewebeflächen werden wahrscheinlich aber, bei längerer Versuchsdauer, wulstig anschwellen.

Hiernach ist klar, dass das Ergebnis der Versuche nur dann eindeutig sein wird, wenn die anomal verbundenen Glieder mangelhaft gedeihen. Im andern Falle wird erst die anatomische Untersuchung zu entscheiden haben, welche Deutung dem Versuch zu geben ist, eine Aufgabe, deren Schwierigkeit in Anbetracht der Objekte, die hier vorliegen, ohne weiteres einleuchtet.

Nach dem, was im vorigen Abschnitt über die Verwandtschaft der Gewebe mitgeteilt wurde, kann es sich bei den Verbindungen nur um Sprossteile handeln.

Wie wir gesehen, gelingen die Versuche so gut wie regelmässig,

wenn man junge Knollen mit dem untern Stammstück ins Mark einer jungen Knolle pfropft. Im Hinblick auf die Leichtigkeit der Verwachsung und auf die Tatsache, dass von ihren Wurzeln getrennte und ihrer Blätter beraubte Knollen sich in dampfgesättigter Luft lange frisch erhalten, wurde beschlossen, dem Versuch zunächst folgende Form zu geben. Durch keilförmiges Zuspitzen des unteren Stammteiles wurde eine junge Knolle zum Reise gestaltet. Sollte dieses normal eingepfropft werden, so geschah es in der früher beschriebenen Weise: es

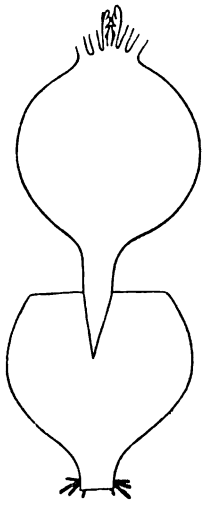


Fig. 12.

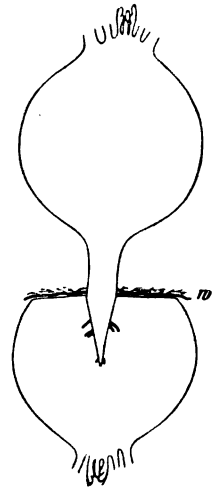


Fig. 13.

wurde der zur Unterlage bestimmten Knolle eine scheitelständige Gewebekappe genommen und nun das Reis der Mitte des Markes eingefügt (Fig. 12). Wollte man dagegen Reis und Unterlage in verkehrter Richtung verbinden, dann wurde von der als Unterlage dienenden Knolle ein basales Stück von solcher Dicke entfernt, dass das Mark blosslag, und nun das Reis an diesem untern Ende eingefügt (Fig. 13). Die Operationen wurden, was kaum noch erwähnt zu werden braucht, mit aller Vorsicht ausgeführt und die verbundenen Objekte in feuchtem Raume unter diffuser Beleuchtung aufgelegt. Im ganzen stellte man 24 Versuche mit 48 Knollen an, die eine Hälfte aus normal, die andere aus verkehrt verbundenen Gliedern bestehend. Die Versuche dauerten zwei Monate. Es genügt, das Ergebnis summarisch zu besprechen.

Die Erwartung, dass die Gewebe von Reis und Unterlage auch bei dieser Versuchsform leicht verwachsen würden, bewahrheitete sich nicht. Bei der ein wenig langwierigen Untersuchung konnten mit Bestimmt-

heit nur vier vollständige Verbindungen mit Gefässbündelbrücken festgestellt werden. Alle gehörten zur Gruppe der normal verbundenen Objekte. Weniger vollkommene aber immerhin doch innige Vereinigungen, solche, bei denen die Gewebe der beiden Teile nur durch eine gelbe Linie getrennt waren, wurden öfters beobachtet, hauptsächlich an den normal verbundenen Knollen, ausserdem aber auch, jedoch weniger, an den verkehrt vereinigten. Im übrigen waren Reis und Unterlage auf weiter Strecke durch schwarze Linien geschieden. Diese rührten von Korkplatten her, die hauptsächlich von der Unterlage erzeugt worden waren; auf der dem Kork gegenüber liegenden Seite hatte das Phellogen reichlich Phelloderm, sowohl derb- wie zartwandiges, gebildet, ein deutliches Zeichen, dass das Gewebe zum Wachsen und damit zum Verwachsen fähig war. Ueberhaupt war der Zustand der Gewebe im Reis wie in der Unterlage in fast allen Fällen vortrefflich. Wie erwähnt, wurden auch an den verkehrt verbundenen Flächen nicht selten Verwachsungen mit gelben Linien beobachtet, niemals aber Bündelbrücken.

Ein weiterer Unterschied zwischen den beiden Gruppen bestand darin, dass die Hälfte der verkehrt eingefügten Reiser im Bereiche der Unterlage Wurzeln gebildet hatte, die bis zu wechselnder Tiefe in deren Gewebe eingedrungen waren (Fig. 13). In einem Falle war ein ganzes Büschel solcher Wurzeln erzeugt worden, deren stärkste mehr als 5 mm lang war. Auch an vier von den normal eingesetzten Reisern waren Wurzeln entstanden, aber in geringerer Zahl, als an den verkehrt vereinigten; auch hatten sie hier nicht die Länge erreicht, zu der sie sich dort entwickelten. — Zu diesen Wurzeln im Bereiche der Unterlage kamen nun noch weitere ausserhalb derselben. Sie wuchsen über der Schnittfläche hin, verzweigten sich und bildeten schliesslich einen dichten schwarzen, die ganze Fläche bedeckenden Filz (Fig. 13 bei w). Solcher Ueberzüge wurden an den verkehrt verbundenen Reisern fünf beobachtet, an den normal vereinigten nur einer. Die Untersuchung zeigte, dass jene fünf Reiser im Innern der Unterlagen wohl erhalten waren, dieses eine dagegen in dem keilförmigen Teile auf beträchtlicher Strecke abgestorben war. Wahrscheinlich hing damit die Wurzelbildung über der Unterlage zusammen; der Fall kommt also eigentlich nicht in Betracht.

Fassen wir alles Gesagte zusammen, so ergibt sich, dass die beiden Gruppen von verbundenen Objekten sich nicht streng unterscheiden,

dass aber im ganzen die anomale Verbindung der Teile weniger günstige Folgen hat, als die normale. Dies zeigt sich sowohl im Verwachsen der Wundflächen, als in der Wurzelbildung an der Basis der Reiser. Die Gewebeflächen an den verkehrt vereinigten Objekten sind weniger verwandt, als die der normal verbundenen. Zu diesem Schlusse führt der Verlauf der Versuche.

Im ganzen aber ist das Ergebnis nur bedingt, da das gesamte Gedeihen der Objekte mangelhaft war. Die meisten bestrebten sich, am Scheitel einige Blätter auszubilden, einige brachten sogar unter älteren Achselknospen kleine Sockel hervor. Die Erwartung aber, dass die Reiser wesentlich an den basalen Enden tätig sein würden, erfüllte sich, wie wir gesehen, nur in beschränktem Masse. Unsere Versuche bestätigen die alte Erfahrung, dass für das Anwachsen und Gedeihen des Reises erste Bedingung eine lebenskräftige Unterlage mit energischem Stoffwechsel ist.

Ausser den eben beschriebenen wurden weitere Versuche ausgeführt, in denen die Unterlage bewurzelt, und insofern für das Gelingen mehr Gewähr geboten war.

Auf junge Knollen pfropfte man in aufrechter und verkehrter Stellung Reiser, die der vegetativen Region von Blütenständen entnommen waren. Fast alle wuchsen an, bildeten kurze Triebe mit kleinen Blättern, hielten sich wochenlang, starben aber dann regelmässig ab. Der Unterschied zwischen den aufrecht und den verkehrt eingefügten bestand nun darin, dass jene meist etwas besser gediehen und etwas länger am Leben blieben, als diese. — An diesen Verbindungen wiederholt sich, was früher über das Pfropfen junger Knollen mit noch unausgebildeten Blättern angegeben wurde: die Unterlage gibt nicht nur keine Nährstoffe ab, sondern rafft alles irgend Erreichbare an sich; daher das mangelhafte Gedeihen der Reiser. Merkwürdig war, dass in den meisten Fällen nach den Reisern auch die als Unterlagen dienenden Knollen abstarben. — Im Ganzen wurden nach und nach mehr als 30 solcher Versuche angestellt.

Ganz anders als der Kohlrabi verhält sich die Runkelrübe im ersten Jahre, wo sie ja auch ein Speicher-Organ bildet. Führt man mit ihr den entsprechenden Versuch aus, und versieht sie mit einem Reise aus dem unteren Teile eines Blütenstandes, so verbinden sich beide leicht und es bildet nun das Reis fleischige, mit Laubblättern besetzte Seitensprosse, die den Scheitelenden der Knolle gleichen. Das

ganze System ist jetzt vegetativ und die Unterlage wird vom Reise ernährt. Hier ist das Wechselverhältnis zwischen den beiden Teilen durchaus günstig; beim Kohlrabi dagegen wird die Unterlage für ein solches Reis geradezu gefährlich.

Besseres Gelingen glaubte man sich versprechen zu können, als mit einer kräftigen jungen Knolle eine andere, ebenfalls junge, verbunden wurde, die aber eben einen Blütenstand bildete. Als dessen Achse genügende Stärke erlangt hatte, wurde die Knolle von ihrem Träger getrennt, der Blütenstand und das ihn tragende Achsenstück bis auf den unteren Teil entfernt, dieser der Blätter beraubt, keilförmig zugeschnitten und nun der anderen Knolle verkehrt, sonst aber in gewohnter Art eingefügt. Anfangs schien es, als wollte diesesmal der Versuch gelingen. Die obere Knolle bildete an ihrem dünnen Achsenstück kurze Seitensprosse mit Blättern, die sich geotropisch emporkrümmten. Allein nach einer Reihe von Wochen traten Störungen auf, die den raschen Verfall des ganzen Systems herbeiführten.

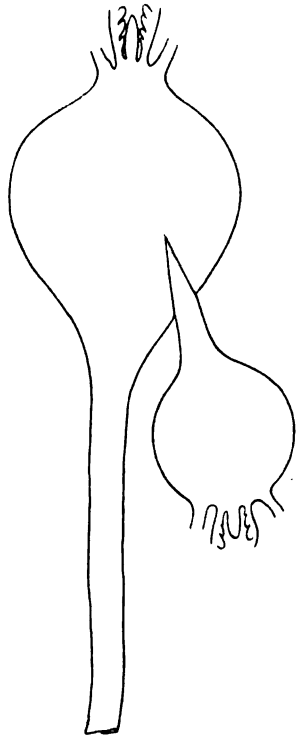


Fig. 14.

Noch eine letzte Bemühung wurde angestellt, junge Knollen anomal zu verbinden. Da sich das zum Reis bestimmte Objekt, wenn es, wie in dem zuletzt beschriebenen Falle, nicht mit einem Blütenstande versehen ist, der Unterlage von oben nicht einfügen lässt, so versuchte man, sie von unten einzupfropfen. Als Unterlagen dienten Knollen, die auf langem Träger hoch über dem Topfe standen (Fig. 14). Ihnen wurden seitlich von unten her eine oder zwei Knollen eingepflanzt, die ebenfalls Träger von einiger Länge hatten. So wurden vier Pflanzen mit sechs Reisern versehen. Fünf von diesen veränderten sich, soweit äusserlich erkennbar, in den ersten zwei Monaten nicht, bildeten keine Blätter, blieben aber frisch. Später begannen sie zu schrumpfen und starben endlich langsam ab. Die sechste Knolle erzeugte Blätter, wuchs an ihrem Scheitel, aber nicht in die Dicke, lebte bis tief in den Winter, ging aber dann auch langsam zu Grunde.

Bei diesen Versuchen kommen zwei Punkte in Betracht: erstens die anomale Einfügung des Reises in das Gewebe der Unterlage, zweitens seine verkehrte Stellung in Beziehung auf den Erd-Radius. Welcher Einfluss jedem einzelnen dieser Momente am Erfolge der Versuche zukam, wurde bisher nicht ermittelt. Verkehrte Stellung wirkt bekanntlich hemmend auf das Wachstum der Organe, und man hat anzunehmen, dass die Schwerkraft auch die Entwickelung unserer Reiser verlangsamt habe. Doch dürfte dieser Einfluss nicht allzu hoch zu bemessen und der grösste Teil der beobachteten Störungen daher als Folge der anomalen Einfügung der Reiser aufzufassen sein.

Endlich sei hier noch des folgenden Versuches gedacht. Sechs starke Knollen vom vorigen Jahre wurden schon im Monat März mit je zwei Reisern versehen, die der vegetativen Region junger Blütenstände entstammten. Drei Knollen erhielten aufrecht, drei verkehrt eingesetzte Reiser.

An den ersten drei Knollen wuchsen alle Reiser an; an der einen aber entstand, jedoch fern von den Einfügungsstellen der beiden Reiser, ein Schaden, der zum Verfall des Objektes führte. Die beiden anderen Pflanzen blieben gesund und entwickelten aus den Reisern stattliche Blütenstände. Erst im Juli, nach der Samenreife, starben sie ab.

Die Reiser der drei anderen Objekte entwickelten sich anfänglich und verrieten, dass sie mit ihrem Substrat verwachsen waren. Dann aber traten plötzlich Störungen ein, die stets von den Ansatzstellen der Reiser ausgingen. Nach kurzer Zeit waren alle drei Objekte in Fäulnis übergegangen.

In diesem Versuch verhielten sich die Objekte mit aufrecht eingesetzten Reisern auffallend verschieden von denen, die man mit verkehrten Reisern versehen hatte.

Vielleicht hat aber der Leser längst die Frage aufgeworfen, warum man nicht den Versuch auch in der Form ausgeführt habe, dass man die fleischige Knolle selbst als Reis zuschnitt und der andern entsprechend präparierten einfügte. In der Tat unternahm man mehrfach, solche Experimente anzustellen; sie scheiterten aber stets an der starken Gewebespannung der verbundenen Teile.

Ueberblickt man die sämtlichen Transplantations-Versuche, sowohl die zuletzt, als die in einem früheren Abschnitte besprochenen, so ergibt sich, dass die anomalen Verbindungen des Reises mit der Unterlage zwar möglich sind, dass jenes aber gewöhnlich mangelhaft gedeiht

und oft früh abstirbt, ja dass in einigen Fällen auch die Unterlage leidet. Die normal vereinigten Teile dagegen entwickeln sich fast ausnahmslos kräftig, mag man Knollen oder Teile des Blütenstandes als Reiser verwenden.

Nach den am Beginn dieses Abschnittes entwickelten Voraussetzungen ist das Resultat unserer Versuche als eindeutig zu bezeichnen. Es führt somit zu demselben Schlusse, der auf Grund der Regenerations-Erscheinungen gezogen wurde.

Aus den beiden Reihen von Versuchen folgt also als sehr wahrscheinlich, dass das Markgewebe des Kohlrabi in seinem Parenchym wie den Elementen seiner Bündel gleichsinnig in der Richtung der Achse des ganzen Organs polarisiert ist.

Aeussere und innere Folgen der Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit [1]).

I. Experimentelle Untersuchung.

A. Knollenpflanzen.

Die Runkelrübe.

Zum Versuch dienten in Töpfe gezogene Pflanzen einer gelben und einer roten runden Form.

Nachdem im Frühjahr die jungen Blütenstände geringe Höhe erreicht hatten, wurde der ganze knospenführende Teil entfernt, sodass nur der untere mit Laubblättern besetzte Teil stehen blieb. Alle neuen Blütenstände, die die Pflanzen hier und am oberen Teile der Knolle in grosser Zahl zu erzeugen suchten, wurden beim Hervortreten beseitigt, die Laubblätter dagegen möglichst geschont.

Nach einigen Wochen begannen die Knollen zu wachsen, und nahmen bis zum Ende des Herbstes beträchtlich an Umfang zu. In keinem Falle geschah dies ringsum, sondern stets überwiegend an einer Seite. Der grösste Durchmesser am stärksten Zuwachs einzelner Knollen betrug reichlich 4 cm; bei andern nicht ganz soviel.

Die Pflanzen hielten sich den Winter über frisch; im nächsten Frühjahr aber fingen die alten Knollenteile örtlich an in Fäulnis über-

---

1) In fast allen im Nachfolgenden erörterten Versuchen handelt es sich um die Unterdrückung des Blühens und Fruchtens. Diese ist nicht zu erreichen, ohne dass auch vegetative Teile entfernt werden und deren Neubildung verhindert wird. In der Ueberschrift ist nur der erste Punkt zum Ausdruck gebracht und zwar darum, weil er der bei weitem wichtigere ist und die an den Versuchspflanzen beobachteten Störungen wenn nicht ausschliesslich, so doch der Hauptsache nach durch die Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit verursacht werden. Nur bei den Phyllocactus-Sprossen wird durch die an ihnen ausgeführte Operation zunächst das vegetative Wachstum gehemmt, aber doch auch die Blütenbildung unmöglich gemacht, die freilich erst später eingetreten wäre.

zugehen, die rasch um sich griff und sich auch auf die jungen Teile erstreckte. Keine der Pflanzen durchlebte den dritten Sommer.

Der Kohlrabi.

Ungleich interessanter sind die Vorgänge, die am Kohlrabi eintreten.

Kräftige Pflanzen des „weissen Wiener Glas-Kohlrabi", die im Herbste in Töpfe gesetzt und im Kalthause überwintert worden waren, begannen schon im März sich zu entwickeln. Als die Blütenstände bis zu einiger Höhe herangewachsen waren, wurde ihr oberer, reich verzweigter Teil abgeschnitten, weiter die Laubblätter ihrer Achselsprosse, soweit sie sichtbar waren, beraubt. Die Höhe des bleibenden jungen Achsenstückes war verschieden; sie schwankte zwischen 25 und 40 cm. Ebenso verschieden war die Zahl der Laubblätter; gewöhnlich betrug sie zwischen 10 und 20, konnte aber auch bis auf 30 steigen.

Wie zu erwarten war, bestrebten sich die Pflanzen, aus versteckten Knospen am erhaltenen Achsenteile und aus der oberen Region der Knolle Ersatz-Blütenstände zu bilden. Sobald diese hervortraten, wurden auch sie sorgfältig entfernt.

An den so behandelten Pflanzen wuchsen nun die Knollen nicht mehr, wohl aber traten am oberen Stengelteile auffallende Erscheinungen ein. Es begannen die Blattkissen, die normal gar nicht oder nur wenig hervortreten, zu schwellen und bis zur Mitte des Sommers und darüber hinaus an Grösse zunehmende Sockel unter den Blättern zu bilden (Taf. XV, Fig. 1). Damit vergleiche man den Ansatz eines normalen Blattes (Taf. XV, Fig. 5) und den eines Blattes mit Achselspross (Taf. XV, Fig. 8). Die mächtigsten dieser Sockel entstanden am oberen und mittleren Teile der Achse; nach unten nahmen sie allmählich an Umfang ab. Ihre Gestalt zeigen unsere Figuren 2 auf Tafel XV und 1, 2, 4, 5—9 und 11—13 auf Tafel XVI. Die grössten hatten eine Breite von 20, 25 und selbst 27 mm, eine Höhe von 15—18 mm und einen medianen Durchmesser, der bis zu 18 mm betragen konnte. Sie wogen bis zu 5 g. und selbst noch etwas mehr. Das Verhältnis zwischen den Durchmessern ist nicht immer gleich, auch weisen die einzelnen Pflanzen in ihren Bildungen kleine Verschiedenheiten auf; die Körper einer Achse sind jedoch im allgemeinen von derselben Form. Die grössten wurden an solchen Gliedern beobachtet, die nicht mit zahlreichen, aber mit grossen Blättern besetzt waren. Unsere Figur 1 auf Tafel XV führt eine ganze Achse mit ihren eigentümlichen Tumoren

vor Augen, Figur 1 auf Tafel XVII ein Achsenstück mit mittelgrossen Anschwellungen. Sind die Blätter kleiner und dicht gestellt, wie es häufig vorkommt, dann erreichen die Kissen keinen so bedeutenden Umfang. — Sie sind bald ringsum scharf abgesetzt, und dies kommt am häufigsten vor, bald gehen sie auf ihrer Unterseite allmählich, doch immer auf kurzer Strecke, in die Rinde über. Anfangs haben die Körper stets glatte Oberfläche und behalten diese auch später bei, wenn sie sich nicht über mittlere Grösse hinaus entwickeln. Wird diese jedoch überschritten, dann entstehen mehr oder minder tief eindringende Risse, so dass die Fläche wie zerklüftet aussehen kann (Taf. XVI, Fig. 1, 6, 12).

Wie die äussere Betrachtung vermuten lässt und die anatomische Untersuchung feststellt, verdickt sich, jedoch gewöhnlich nur schwach, auch die Achse ihrer ganzen Länge nach bis zur Knolle. Lässt man über dem obersten Blatte ein kurzes Internodial-Stück stehen, so bleibt dieses erhalten, wächst aber gewöhnlich nicht in auffallender Weise; nur ausnahmsweise schwillt es keulenförmig an. So hatte es in einem Falle einen Durchmesser von 11 mm erlangt, während das nächste Internodium in seinem mittleren Teile nur 8,5 mm mass.

Wie der Stamm, aber ungleich beträchtlicher, nehmen auch die Blätter an Stärke zu. Es wächst ihre Fläche sowohl im Umfange, als, und zwar überwiegend, der Dicke nach. Sie wird fleischig und erhält dunkle bläuliche Farbe. Häufig treten an ihr Biegungen und Faltungen von einer Grösse auf, wie man sie am normalen Blatte nicht beobachtet. Auch der Blattstiel vergrössert seinen Durchmesser, doch ist das Verhältnis verschieden. Bald wächst er nur wenig, seine Basis verbreitert sich, der Umfangzunahme des Kissens entsprechend, ohne jedoch fleischig zu werden; bald geschieht dies, selbst auf längerer Strecke über der Ansatzstelle. Im ganzen kommt dieses Verhalten aber seltener vor. Hat man in der Blattachsel ein kurzes basales Stück des Achselsprosses stehen lassen, so wird es nicht abgestossen, sondern schwillt ebenfalls an, und zwar manchmal zu einem beträchtlich entwickelten Körper.

Um das Verhältnis zwischen Blatt und Achselspross näher zu bestimmen, zugleich auch das Verhalten der untern Glieder des Blütenstandes zu beobachten, wurde der Versuch etwas verändert. Man entfernte nur die oberen und mittleren Teile des Blütenstandes und liess von seinen unteren Seitengliedern basale blattfreie Stücke von wechselnder Länge stehen, oder liess diesen noch ein Blatt oder selbst mehrere,

deren eigene Achselknospen jedoch, wie sich von selbst versteht, weggeschnitten wurden. Bekanntlich haben die Blätter in dieser Region andere Gestalt als in der tieferen. Sie sind hochblattartig, ungestielt und mit schmaler Fläche versehen. Von ihnen gibt es eine fliessende Uebergangsreihe zu den reinen Laubblättern.

Was nun zunächst jene Formen anlangt, so verhalten sie sich wie die Laubblätter. Ihr Kissen schwillt an, ihre Fläche wird fleischig, wächst an Umfang und krümmt sich abwärts, oft weit bogenförmig. An den Achseltrieben, gleichviel, ob man sie kürzer oder länger gelassen, verdickt sich nur der basale, in der Blattachsel stehende Teil, doch bleibt auch der darüber gelegene meist lange lebendig (Taf. XV, Fig. 2). Das Verhältnis zwischen dem Wachstum des Blattkissens und dem des Achselsprossgrundes ist verschieden. Bald tritt dieser ganz zurück gegenüber dem Kissen, nur dieses wächst; bald vergrössert sich umgekehrt das Kissen wenig, die Sprossbasis dagegen bedeutend. Ja, es kann vorkommen, dass diese sich zu einem fast kugelförmigen Körper gestaltet, der von einem nur wenig ausgebildeten Kissen getragen wird (Taf. XVI, Fig. 2 und 3). Welche Bedingungen diese Verschiedenheiten hervorrufen, konnte nicht festgestellt werden. Wahrscheinlich ist die Beschaffenheit des Gewebes zur Zeit der Anstellung des Versuches, die grössere oder geringere Teilungsfähigkeit der Zellen an den verschiedenen Orten für die Entwickelung entscheidend.

Der beschriebene Versuch wurde in einer Reihe von Jahren immer von neuem angestellt, stets mit demselben Erfolge. Abweichend von der Regel verhielt sich nur eine Pflanze, mit der im Sommer 1903 experimentiert wurde. Auch ihr waren, wie in dem zuletzt erwähnten Falle, die basalen Teile der untern Glieder des Blütenstandes mit den Hochblättern gelassen worden. An diesen Gliedern entwickelten sich nun die Blattkissen des unter dem Blütenstande gelegenen Stengelteiles nur sehr wenig, während sich die Achse selbst stark verdickte. Dazu boten die Seitenachsen ein auffallendes Bild. Einzelne kurze Internodien schwollen ihrer ganzen Länge nach mit den zugehörigen Blattkissen an, indess die sie tragenden längern Teile dünn blieben (Taf. XIX, Fig. 10). Ein lehrreiches Beispiel zeigt unsere Figur 2 auf Tafel XX. Hier ist das basale Internodium eines Seitensprosses mit dem ersten Knoten ungewöhnlich in die Dicke gewachsen, beträchtlich weniger das darüber stehende und fast gar nicht die beiden dem Knoten angehörenden Achselsprosse. Das umgekehrte Verhältnis gewahrt man in

Figur 3 auf Tafel XX: das obere Internodium ist sehr kräftig gewachsen, das untere erheblich weniger.

Besondere Beachtung verdienen noch die Blätter an diesen Seitengliedern. Im Wachstum der Fläche und Dicke nach verhielten sie sich wie die früher beschriebenen Laubblätter, verbreiterten und verdickten sich aber im basalen Teile stärker, als es sonst je beobachtet wurde.

Soviel über die äusserlich sichtbaren Formänderungen an unsern hypertrophischen Pflanzen. Verfolgen wir nun ihr weiteres Schicksal.

An einzelnen Pflanzen verändern die Blätter schon im Spätsommer ihre Farbe, sie werden gelb und fallen ab; bei andern geschieht dies erst im Herbst und Anfang des Winters. Die Stengel bleiben zunächst noch frisch, später treten aber auch an ihnen, und zwar am Scheitel beginnend, die Zeichen des Verfalles auf und sie sterben, die einen schnell, die andern langsam, im Laufe des Winters ab.

Anders die Knollen. Wie früher mitgeteilt, suchen sie im Frühjahr an ihrem oberen Teile Ersatz-Blütenstände zu erzeugen, die man entfernte. Ist die Blütezeit vorüber, so entstehen gewöhnlich aus einzelnen Knospen der unteren und mittleren Region kurze Triebe, die nicht mehr blühen, sondern sich zu kleinen Knollen gestalten. Diese sind bald nach oben, bald nach unten, bald horizontal gerichtet. Ihre Blätter haben meist gewöhnliche, zuweilen aber ganz anomale Gestalt. Die merkwürdigste Abweichung, die beobachtet wurde, bestand darin, dass aus dem Mittelnerven über der Fläche noch Teile einer zweiten Fläche hervorsprossten, die Spreite also gewissermassen verdoppelt wurde. — Solche Tochterknollen erreichten in unsern Versuchen einen Querdurchmesser von 20 und mehr mm.

Ein besonderes Verhalten gewahrt man an einzelnen, nicht an allen Knollen. In ihrer mittleren und oberen Region, auch am unteren Teile des Stengels, bilden sich halbkugel- oder selbst fast kugelförmige Auswüchse, deren Durchmesser bis zu 12 mm steigen kann. Sie entstehen am Orte der entfernten Achselsprosse aus dem Gewebe unter der Schnittfläche. Ist ein Rest der Spross-Basis stehen geblieben, so wächst dieser zu dem Körper heran. Solche Bildungen zeigen entweder keine Veränderung, nachdem sie ihre Entwickelungshöhe erreicht haben, oder sie erzeugen an ihrer Basis aus versteckten Achselknospen Sprosse, die zu kleinen Knollen heranwachsen. Die Richtung dieser Knöllchen ist sehr verschieden; sie können nach oben, nach unten oder nach den Seiten gewandt sein. Ihre Blätter haben nicht selten anomale Gestalt.

Auf den Flächen wurden auch die eben erwähnten Doppelbildungen beobachtet; die Stiele hatten dabei ungewöhnliche Stärke.

Im Frühjahr, sobald die Temperatur steigt, bilden die Tochterknollen Blütenstände. Entfernt man diese nach dem Verfahren, das an der Mutterpflanze angewandt wurde, so treten die bekannten Kissenanschwellungen auf, nur mit dem Unterschiede, dass sie kleiner sind, als die an der Hauptachse entstandenen. Im Herbste und Winter gehen sodann aus den Tochterknollen oder auch aus der Mutterknolle selbst entweder aus noch vorhandenen versteckten Achselknospen oder aus Adventiv-Anlagen neue Tochterknöllchen hervor, die aber nur geringe Grösse erreichen. Werden auch sie der im Frühling entstehenden Blütenstände beraubt, so erzeugen sie unter den Blättern kleine Kissen und bleiben frisch bis in den Winter, wo sie dann gewöhnlich mit dem ganzen Stocke absterben.

Das Verhalten der Mutterknolle ist während dieser Vorgänge verschieden. Sie kann noch im zweiten Jahre ihrem ganzen Umfange nach völlig frisch bleiben, aber auch örtlich schon verfallen. Fast stets geschieht dies im dritten Jahre. Sie stirbt dann an den Stellen ab, die nicht mit Tochterknollen besetzt sind. Um diese herum bleibt das Gewebe, und zwar hauptsächlich das peripherische, frisch und lebendig, ebenso der Stamm unter der Knolle und ferner das Gewebe, das ihn mit den lebendigen Inseln unter den Tochterknollen verbindet. Die örtliche Zersetzung findet später, soweit wir gesehen, immer statt. Dass sie nicht gleich den ganzen Körper erfasst, beruht offenbar darauf, dass von den Tochterbildungen Reize ausgehen, die dem Verfall entgegenwirken, deren Einfluss aber doch nicht über eine bestimmte Zeit hinaus dauert. Ist diese abgelaufen, dann werden die zersetzenden Einflüsse herrschend und nun verfällt das Ganze.

Neben der eben besprochenen wurde das System in einer andern Weise über die gewöhnliche Lebensdauer hinaus erhalten. An einer Knolle waren der an der Erfüllung seiner Aufgabe verhinderte Blütenstand und das zugehörige Stengelstück abgestorben. Ziemlich spät im Sommer entstand an ihrem obern Ende ein Seitenspross, der sich zu einem Blütenstande entwickeln zu wollen schien, nach einiger Zeit aber sein rasches Längenwachstum einstellte und seinen Scheitel zu einer kleinen Knolle gestaltete. Aus ihr ging im nächsten Frühjahr ein Blütenstand hervor, der in gewohnter Art am Blühen verhindert wurde. An einem Seitensprosse bildete dieser zwei Glieder, die an ihren Scheiteln

wieder knollenartig anschwollen. Im folgenden Frühling erzeugten auch sie kleine Blütenstände, deren normale Ausbildung nun wieder gehemmt wurde. Doch gelang es nicht, das System noch einmal zu erhalten; im vierten Jahre ging es zu Grunde. Schon im dritten Jahre starb die Mutterknolle auf der einen Seite ab, die zu dem Spross gehörende Hälfte blieb dagegen bis zu der angegebenen Zeit lebendig.

Länger noch wurde ein anderes System erhalten. Auch hier entstand aus einer unteren Seitenknospe des in der Ausbildung gehemmten Blütenstandes ein vegetativer Trieb, der im Winter frisch blieb. Als man ihn im nächsten Frühjahr am Blühen verhinderte, erzeugte er an einem Seitenzweige eine kleine Knolle (Taf. XVIII, Fig. 5). Als auch ihr die Bildung des Blütenstandes versagt wurde, brachte sie einen vegetativen, schwach knollenartig anschwellenden Trieb hervor, dessen Blütenbildung wieder unterdrückt wurde. Infolge dieser immer wiederholten Eingriffe erreichte das System ein Alter von reichlich fünf Jahren.

Aehnliche, wenngleich nicht immer so auffallende Beispiele wurden wiederholt beobachtet, doch dürfen wir uns mit der Beschreibung der beiden begnügen.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, dass man imstande ist, die Lebensdauer des Kohlrabi, die unter gewöhnlichen Verhältnissen 2-, streng genommen $1^1/_2$jährig ist, beträchtlich zu verlängern. Als nächste Erklärung dafür darf man wohl die abnorme Aufspeicherung der Nährstoffe und die damit verbundene Erhaltung des Stoffwechsels in den Geweben ansehen. Unter normalen Bedingungen gibt die Knolle beim Blühen und Fruchten ihre plastischen Reserve-Stoffe ab und geht danach zu Grunde. An dieser Abgabe wird sie in unserem Versuche, wenn auch nicht völlig, so doch teilweise verhindert. Sie wird gezwungen, die Stoffe zu behalten, und bleibt daher lebendig. Ist damit aber der Vorgang ganz erklärt? Dies darf man mit Recht bezweifeln. Denn die Kartoffelknolle stirbt unter normalen äusseren Bedingungen im zweiten Jahre ab, auch wenn sie reichlich mit Reserve-Stoffen versehen ist. Das blosse Vorhandensein von Nährstoffen genügt also nicht, um das Leben des Organs zu erhalten; es bedarf dazu noch anderer Bedingungen, die beim Kohlrabi gegeben sind, bei der Kartoffel dagegen fehlen. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um innere Struktur-Verschiedenheiten, um konstitutionelle Verhältnisse, die an den Art-Charakter gebunden sind.

Auf einen Punkt sei noch einmal besonders hingewiesen. Im Frühjahr erzeugt der Kohlrabi Blütenstände. Wird er an deren Bildung verhindert, so versucht er, die entfernten durch neue zu ersetzen. Dies geschieht aber nur im Frühling und in der ersten Zeit des Sommers. Später entstehen anstatt der Blütenstände Knollen. Der Kohlrabi verhält sich also ähnlich wie Mimulus Tilingi. Hat man bei diesem im Frühjahr die Neigung zum Blühen unterdrückt, so zeigt er sie später nicht mehr und wächst nur noch vegetativ.

Nachdem wir das Wachstum unserer hypertrophischen Pflanze bis hierher verfolgt, haben wir zunächst einige Fragen zu beantworten, die sich unmittelbar an das bisher Wahrgenommene knüpfen.

Wie wir gesehen, hängt die Bildung der anomalen Blattkissen von der Unterdrückung der Blütenbildung ab. Diese bestand in der völligen Entfernung des Blütenstandes. Ist nun eine so weitgehende Operation erforderlich, oder genügt es schon, wenn nur die Blüten zu rechter Zeit abgetrennt werden? Um hierüber Klarheit zu erlangen, liess man die Blütenstände sich entwickeln, entfernte aber an jedem Morgen die Blüten, die sich eben entfaltet hatten oder entfalten wollten, liess jedoch die Stiele stehen. Infolge dieser steten Eingriffe entstanden immer neue Blüten, im ganzen eine grössere Zahl, als unter gewöhnlichen Verhältnissen gebildet wird. Schliesslich war nur noch ein besenartiges Geripp von Blütenstand vorhanden.

Nunmehr fand sich, dass nicht ein einziges Blattkissen anschwoll; alle behielten ihre normale Gestalt. Um die knollenartigen Kissen erzeugen zu lassen, bedarf es also der gänzlichen Unterdrückung des Blütenstandes oder doch einer starken Beschränkung seines Wachstums; die blosse Entfernung ganz oder fast ausgebildeter Blüten reicht dazu nicht aus.

Nachdem die eben aufgeworfene Frage erledigt worden, legen wir uns eine weitere vor. Entstehen an der Hauptachse die anomalen Blattkissen auch dann, wenn man zwar an ihr den Blütenstand völlig entfernt, der Knolle aber gestattet, an Seitenachsen neue Blütenstände zu bilden? Besteht ein korrelatives oder kompensatorisches Verhältnis zwischen der Hauptachse und den Seitengliedern? — Der zur Beantwortung dieser Frage angestellte Versuch bedarf keiner besonderen Beschreibung. Die Knollen erzeugten unter dem Scheiteltriebe drei oder mehrere Seitensprosse mit Blütenständen, die bis zu 60 cm Höhe erreichten.

Die Folgen dieser Versuchsanordnung waren, dass die Blätter an der Hauptachse sich etwas vergrösserten und fleischig wurden, unter ihnen aber nur wenig entwickelte Kissen entstanden. Als um die Mitte des August alle Früchte an den Seitengliedern gereift und deren Blätter sämtlich abgestorben waren, hatten die der Hauptachse ihre Frische noch bewahrt; erst im Herbste starben sie ab. — Daraus geht hervor, dass zwischen der Hauptachse und den Seitengliedern der Knolle eine innere Wechselbeziehung vorhanden ist, und dass die Ausbildung der Blattkissen von der Beschaffenheit des Systems abhängt. Sollen grosse Kissen entstehen, dann bedarf es der völligen Unterdrückung aller Blütenstände. Doch lehrt unser Versuch weiter, dass die Hauptachse bis zu einem gewissen Grade im System unabhängig ist. Wird ihr Blütenstand beseitigt, so wachsen ihre Blätter und es bilden sich kleine anomale Kissen aus, auch wenn die Seitenglieder ihre Blüten entwickeln können. Dass es sich hier im wesentlichen nur um stoffliche Wechselbeziehungen, um ein kompensatorisches Verhältnis handelt, darf man als bestimmt voraussetzen.

Nach dem eben Angeführten braucht kaum erwähnt zu werden, dass, wenn man auch die Seitensprosse der Knolle ihrer Blätter beraubt, sowohl die Hauptachse als die Seitenglieder anomale Blattkissen bilden.

Eine weitere wichtige Frage schliesst sich an unsere bisher ausgeführten Versuche: Welchen Einfluss hat das Blatt auf die Entwickelung seines Kissens? Ist dieses überhaupt an das Vorhandensein seines Blattes gebunden? Fassen wir nur die ernährungs-physiologische Seite ins Auge, so sind drei Möglichkeiten denkbar. Entweder das Kissen wird nur von seinem Blatte oder bloss von der Achse oder endlich von beiden, von Blatt und Achse, ernährt. — Um die aufgeworfene Frage zu beantworten, wurden an Hauptachsen, deren Blütenstand völlig unterdrückt war, und neben denen man keine Seitenglieder aufkommen liess, die Blätter mehr oder weniger verstümmelt. Den einen liess man nur den Stiel, anderen auch die beiden kleinen unteren Fiederlappen, anderen noch die zwei grösseren Fiederlappen unter der Endfläche, während diese selbst entfernt wurde; andere endlich blieben unversehrt.

Hatte man nur den Stiel stehen lassen, so löste er sich stets nach einiger Zeit ab. Dasselbe geschah, wenn nur die beiden unteren Seitenfiedern gelassen waren; doch fielen die so verstümmelten Organe später ab, als die blossen Stiele. Anomal vergrösserte Kissen entstanden weder im einen, noch im anderen Falle. Hatte man ausser den unteren auch

noch die grösseren oberen Fiederlappen stehen lassen, dann blieben die Organe erhalten und es bildeten sich unter ihnen kleine Kissen. — Aus diesen Beobachtungen folgt, dass die Entstehung des Kissens von seinem Blatte abhängt, und dass seine Entwickelung im allgemeinen im geraden Verhältnis zur Grösse der Blattfläche steht. Diese Regel gilt ziemlich allgemein, doch gewahrt man, dass, wenn die Achse mit einer grösseren Anzahl etwa gleich grosser Blätter besetzt ist, die oberen etwas grössere Kissen erzeugen. Der Ort, den das Blatt an der Achse einnimmt, hat also einen gewissen Einfluss. Wie dies zu deuten sei, wird sich später ergeben.

Im Anschluss an die eben besprochenen Versuche war weiter zu prüfen, ob die Entfernung einzelner Blätter oder ganzer Blattgruppen auf die Ausbildung der in der Nähe der Lücken entstehenden Blattkissen Einfluss habe. Nur wenige Versuche wurden in dieser Richtung angestellt. Es fand sich, dass das Abschneiden einzelner Blätter oder kleiner Gruppen von Blättern auf das Wachstum der Kissen in der Nähe der Lücken keine nachweisbare Wirkung ausübt. Entfernte man die sämtlichen Blätter der mittleren und oberen Region bis auf zwei oder drei scheitelständige, so bildeten sich an ihrer Basis sehr kräftige Kissen, doch waren sie nicht grösser, als die unter anderen Verhältnissen beobachteten stärksten Formen. An den unter der Lücke stehen gebliebenen Blättern des unteren Stengelteiles entstanden etwas grössere Sockel, als sie den Gliedern dieser Region zukommen, wenn keine Blätter über ihnen entfernt werden; aber auch hier war der Unterschied nicht gross. — Endlich wurden die sämtlichen Blätter der oberen und mittleren Region abgeschnitten und nur eine kleine basale Gruppe stehen gelassen. Nun entwickelten sich unter ihr stärkere Kissen, als sie sonst an diesen Orten auftreten, aber niemals erreichten sie den Umfang, der an den Blättern der hohen Region beobachtet wird.

Ueber einen letzten Versuch wollen wir endlich noch berichten. Es war zu entscheiden, ob sich das Wachstum der Kissen dadurch beeinflussen lässt, dass man die der benachbarten Blätter durch umgelegte Bänder nicht zur Ausbildung kommen lässt. Die Bänder selbst wurden aus starkem Lindenbast hergestellt, der in mehrfachen Lagen in der Region der Kissen fest um die Achse gelegt wurde. Wie erwartet, traten nun unter den Bändern keine Kissen auf, wohl aber schwoll die Basis der Blätter stärker an, als sonst. Die Kissen der zunächst benachbarten Blätter vergrösserten sich aber nicht in beson-

derer Weise. Wir müssen daher annehmen, dass die in den Blättern mit unterdrückter Kissenbildung erzeugten Nährstoffe an ferneren Orten verbraucht wurden und ein besonders fördernder Einfluss auf einzelne Kissen daher nicht eintrat.

Weitere die Physiologie der Knollenpflanzen betreffende Versuche mit dem Kohlrabi können erst an anderem Orte mitgeteilt werden.

B. Pflanzen ohne Knollen.

Der Wirsing.

(Brassica oleracea sabauda s. bullata.)

Wir wenden uns nunmehr zu den nicht knollenbildenden Pflanzen. Als Uebergang zu ihnen möge der Wirsing dienen. Wie sein naher Verwandter, der Kohlrabi, ist auch er zweijährig. Im ersten Jahre erzeugt die Pflanze ihren vegetativen Körper, im zweiten blüht und fruchtet sie und stirbt darnach ab. Der untere Teil des Stockes ist, wie beim Kohlrabi, fest und holzig; seine Internodien haben mässige Länge. Hieran schliesst sich eine stärkere, weniger fest gebaute, fast fleischige Region, die dicht mit grossen Blättern besetzt ist. Sie vertritt die Knolle des Kohlrabi und gestaltet sich manchmal etwas knollenartig; ihr Durchmesser kann 30—35 mm und selbst noch mehr erreichen. Im Frühjahr wächst die Achse empor und bildet zunächst eine mit Laubblättern besetzte Verlängerung, die dann in den reich verzweigten Blütenstand übergeht.

Mit dieser Pflanze wurden dieselben Versuche ausgeführt, die wir für den Kohlrabi beschrieben haben. In den ersten Tagen des April übertrug man die in Töpfen gezogenen, in Mistbeetkästen überwinterten Pflanzen in ein Kalthaus, entfernte die Blütenstände völlig und sorgte dafür, dass kein Ersatz gebildet werden konnte.

Die nun eintretenden Folgen waren anderer Art als beim Kohlrabi. Die Blattkissen entwickelten sich zwar auch ungewöhnlich stark, gestalteten sich aber nicht zu knollenförmigen Bildungen, sondern wichen nur dem Grade der Ausbildung nach von den normalen Kissen ab. Die Achse dagegen verdickte sich, besonders in ihrem oberen Teile, stärker als beim Kohlrabi. Die Blätter nahmen an Umfang zu, wurden dick und fleischig, endlich brüchig; dabei wölbten sie sich, sodass die Oberseite konkav wurde. Das höchste krümmte sich meist stark empor, zuweilen so weit, dass es mit seinem oberen Ende vertikal gestellt war; ebenso konnte sich auch noch das zweite verhalten; dem hier beobach-

teten Wachstum der scheitelständigen Blätter werden wir in noch ausgesprochenerer Form bei Brassica Rapa v. oleifera begegnen; auf das dort Gesagte sei hier daher verwiesen. — Im warmen Sommer begannen die fleischigen Blätter schon im Anfang des August abzusterben; bei kühler Witterung hielten sie sich länger, aber nie bis in den Herbst.

Die weiteren Wachstumsverhältnisse unserer Pflanze brauchen nicht im einzelnen beschrieben zu werden. Bemerkt sei nur noch, dass nach seinen Blättern auch der obere Teil der Achse bis zu deren fleischiger Region langsam abstirbt, indes diese und die untere, wie beim Kohlrabi, erhalten bleiben. Wenn die Blütezeit vorüber ist, gehen aus dem fleischigen Körper leicht Seitentriebe hervor, die in ihrer Entwickelung, in der Aufeinanderfolge der Teile, das Verhalten der Hauptachse wiederholen. Dadurch, dass man diese Glieder im folgenden Jahre am Blühen verhindert, kann man die Pflanze, wie den Kohlrabi, mehrjährig machen.

Besonderes Interesse gewährt die Tatsache, dass an einzelnen Pflanzen in der fleischigen Region kleine knollenartige Körper entstehen, die der normalen Pflanze fremd sind. Auf diese Bildungen kommen wir später zurück, ebenso auf das merkwürdige Verhalten der Wurzeln.

Brassica Rapa var. oleifera α. hiemalis.

Noch eine dritte Brassica-Form wurde zur Untersuchung benützt, der Winterraps. Die Samen werden, wie bekannt, im Sommer gesät; die jungen Pflanzen überwintern und erzeugen früh im Frühling ihre Blütenstände. Da die Samenerzeugung hier recht beträchtlich ist, so liess sich erwarten, dass die Unterdrückung der Blütenstände in den vegetativen Teilen entsprechend grosse Störungen hervorrufen würde. An die Ueberlegung, dass die nächstverwandte Form B. Rapa v. esculenta mit knolliger Wurzel versehen ist, knüpfte sich ferner die Hoffnung, dass man durch künstlich herbeigeführte Hypertrophie die normal dünnen Wurzeln unserer Pflanze zu anomalem Dickenwachstum veranlassen, also die Bildung von Knollen bei einer Form hervorrufen könne, die unter gewöhnlichen Verhältnissen keine erzeugt.

Diese Hoffnung wurde jedoch nicht erfüllt. Die Verhinderung des Blühens hatte wohl ein Dickenwachstum des Stengels und der Wurzel über das normale Mass zur Folge, aber Knollenbildung im eigentlichen Sinne fand nicht statt. Das Nähere darüber im histologischen Teile.

Dagegen zeigten die Blätter, die sich hier ebenfalls bedeutend vergrösserten, ein bemerkenswertes Verhalten. Das unter der Schnittfläche stehende obere krümmte sich in seinem basalen Teile und in seiner Fläche, hier jedoch weniger, so weit empor, dass diese ziemlich genau nach oben gerichtet war (Taf. XIX, Fig. 9; Taf. XVIII, Fig. 6). In einzelnen Fällen bog sich die basale Region so stark, dass die Mittelrippe in die Verlängerung der Achse fiel und senkrecht nach oben gewandt war (Taf. XVIII, Fig. 2). Stand ein zweites in der Nähe des oberen, so erhob es sich ebenfalls, bald ebenso weit wie dieses, bald etwas weniger.

Bei dieser merkwürdigen Bewegung und der dadurch erlangten neuen Stellung des Blattes handelte es sich wahrscheinlich um eine Veränderung der geotropischen Qualität des Organs. Es gibt seinen transversalen Geotropismus auf, wird negativ geotropisch, und zwar in seiner ganzen Fläche. Ob daneben auch eine Veränderung seiner übrigen Eigenschaften, vor allem seines Diaheliotropismus, stattfindet, mag dahingestellt bleiben. Vielleicht beruht gerade hierauf teilweise die Bewegung. Klinostat-Versuche zur Beantwortung dieser Fragen wurden bisher nicht angestellt, sollen aber noch ausgeführt werden. Wie ihr Ergebnis auch ausfallen möge, sie werden die Tatsache nur näher erläutern, dass das Blatt hier in gewissem Sinne die Eigenschaften des entfernten Achselsprosses annimmt. Hätte er sich entwickeln können, so würde er sich aufgerichtet und die Stelle der Hauptachse eingenommen, das Blatt aber seine gewöhnliche Lage behalten haben. Die Veränderung der inneren Eigenschaften, die der Achselspross also erfahren hätte, zeigt sich nach seiner Unterdrückung am Tragblatt; dieses tritt, soweit es vermag, an seine Stelle. Hierin offenbart sich eine eigentümliche Korrelation, die auf die Beziehungen zwischen dem Achselspross und seinem Tragblatt ein neues Licht wirft.

Wie angegeben, kommt die anomale Aufrichtung des Blattes auch beim Wirsing vor, ja man kann vielleicht die bogenförmige Emporkrümmung der dem Scheitel ferneren Blätter ebenfalls auf eine Verwandlung der inneren Eigenschaften zurückführen. Sie tritt ferner, wie wir sehen werden, bei der Sonnenblume ein, betrifft hier aber wesentlich nur den Stiel.

Zu erwähnen ist noch, dass auch diese Brassica-Form an den am Blühen verhinderten Pflanzen die Blattkissen etwas stärker entwickelt, als an der normalen Pflanze.

Daucus Carota.

Auch mit dieser Pflanze stellten wir Experimente in der Hoffnung an, anomale Knollenbildung an der Wurzel hervorzurufen. Diese Hoffnung schien um so begründeter zu sein, als *Vilmorins* bekannte Versuche gelehrt haben, wie rasch man die wilde Art durch künstliche Züchtung in eine Kulturform mit fleischiger Wurzel verwandeln kann.

Von Pflanzen, die an einem unfruchtbaren, steinigen Orte in der Nähe Tübingens vorkommen und nur die gewöhnlichen holzigen Wurzeln erzeugen, wurden Samen gesammelt und hieraus teils auf Beeten im Garten, teils in Töpfen, Pflanzen gezogen. Den kräftigsten davon nahm man im zweiten Jahre ihre Blütenstände. Da die Pflanze bis in den Spätherbst bestrebt ist, diese Organe immer neu zu bilden, und zwar oft an sehr versteckten Orten, so verlangten sie dauernd sorgsame Ueberwachung. Die Folgen der Operation zeigten sich auch hier darin, dass die Blätter auffallend dunkelgrün und etwas fleischig wurden. Auch die Stengel nahmen dieselbe Farbe an und erlangten grösseren Umfang, als gewöhnlich. Die Wurzeln verhielten sich verschieden. Die einen verdickten sich nur wenig, die anderen dagegen mehr, ja einzelne wurden zu etwas fleischigen Körpern. Hier hatte sich unsere Hoffnung wenigstens teilweise erfüllt. Der Gehalt der Wurzeln an Reserve-Material ging schon daraus hervor, dass man an den im Freien gezogenen Pflanzen nicht ein unversehrtes Organ fand. An allen war die Rinde von Tieren des Bodens mehr oder weniger verspeist, den holzigen Wurzeln der daneben gezogenen normalen Pflanzen dagegen ungleich weniger nachgestellt worden.

Helianthus annuus.

C. Kraus[1]) war, soweit uns bekannt, der erste, der schon 1881 die Sonnenblume ihres Blütenstandes beraubte und die Folgen dieses Eingriffes wahrnahm. Er wählte zu seinen Versuchen die grosse russische Form mit nur einem endständigen Kopfe, und beobachtete nun nach dessen Entfernung die bedeutende Anschwellung der Wurzel, des Stammes, der Blattstiele und die Vergrösserung der Fläche. An seinen Versuchspflanzen verdickte sich stets besonders der obere Teil des Stengels, er bildete hier unter den Blättern auffallend starke, fleischige Rippen. Seine anatomischen Angaben haben wir später anzuführen.

---

1) *Kraus, C.*, Untersuchungen über innere Wachstumsursachen und deren künstliche Beeinflussung. II. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikultur-Physik. Herausgegeben von *Wollny*. IV. Bd. Heidelberg 1881, S. 379 ff.

Der Versuch *Kraus'* wurde von *Wollny*[1]) wiederholt und bestätigt. Seiner Erweiterung des Experimentes *Kraus'*, die hauptsächlich darin bestand, dass er an solchen Formen, welche neben dem terminalen Blütenstande seitliche bilden, jenen entfernte und nun den Einfluss dieser Operation auf das Wachstum der Seitenköpfe feststellte, sei hier bloss gedacht, sie berührt unsere Aufgabe nicht.

In der Folge wurde der *Kraus*sche Versuch auch von *Berthold*[2]) angestellt. Ihm fiel auf, dass die operierten Pflanzen ihre Blätter länger grün erhielten, als die normalen. Auch *Hansen* hat, wie er mir brieflich mitteilte, sich mit dem Studium der ihrer Blütenstände beraubten Sonnenblumen eingehend befasst.

Damit gehen wir zu unsern eigenen Beobachtungen über, die bei immer wiederholten Versuchen in einer Reihe von Jahren gewonnen wurden.

Entfernt man an Pflanzen von einer der Rassen, die nur einen grossen scheitelständigen Kopf erzeugen, dieses Organ, sobald es sichtbar wird, und zerstört ferner vorsichtig alle etwa auftretenden Achselknospen, so wachsen Wurzel, Stamm und Blätter in anomaler, jedoch nicht immer gleicher Weise. Im einen, dem von *Kraus* beschriebenen, häufigeren Falle verdickt sich der Stamm überwiegend in seinem oberen Teile, im anderen, seltener vorkommenden, mehr in seiner mittleren und unteren Region. Wir betrachten zunächst den ersten Fall. Hier wächst die Achse, wie gesagt, hauptsächlich in ihrem oberen Teile, und zwar von oben nach unten abnehmend, in ausserordentlicher Weise. Man vergleiche Figur 3 auf Tafel XVIII, die das Ende einer normalen Achse, jedoch ohne den Blütenstand, darstellt, mit Figur 4, welche den anomal verdickten Körper wiedergibt. Von der stark anschwellenden Blatt-Basis laufen meist drei, weniger häufig zwei mächtige Rippen abwärts, deren Durchmesser dicht unter dem Blatt am stärksten ist und von da nach unten allmählich abnimmt; ihr grösster radialer Durchmesser kann 15, 20 mm und selbst noch mehr betragen. Sie kommen auch an der normalen Pflanze vor, haben hier aber einen Durchmesser von höchstens 4—5 mm. Das Dickenwachstum des Stammes erstreckt sich aber nicht bloss auf die Rippen, auch unter den Tälern ist es beträchtlich.

---

1) *Wollny, E.*, Untersuchungen über die künstliche Beeinflussung der inneren Wachstumsursachen. V. Ebenda, VIII. Bd., 2. Heft. S. 1 ff.

2) *Berthold, G.*, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. Teil, 1. Hälfte. Leipzig 1904. S. 200.

In der mittleren und unteren Region nimmt der Stamm zwar auch an Dicke zu, jedoch in geringerem Masse; die Rippen treten mitten nur wenig, unten gar nicht mehr hervor. — An einer besonders stark entwickelten Pflanze hatte die Achse oben einen grössten Durchmesser von 76 mm, in der Höhe von 0,5 Meter über der Erde mass sie nur 53 mm.

Im zweiten Falle verdickt sich der Stamm in seinem oberen Teile weniger, als im ersten; die Rippen, zwar auch noch anomal vergrössert, fallen minder in die Augen. Wohl aber wächst die mittlere und besonders die untere Region sehr kräftig; die Zunahme ist dabei gleichförmig ringsum oder exzentrisch, aber unabhängig von den Rippen. Eine solche Pflanze erreichte an ihrer Stamm-Basis den für Tübinger Verhältnisse ausserordentlichen Durchmesser von 9 cm; auf mittlerer Höhe ergab die Messung einen Durchmesser von 4,1 cm. — Eine zweite Pflanze, deren Höhe 2,1 m betrug, hatte den grössten Stammumfang, 19,7 cm, $^1/_2$ m über der Erde; der grösste Durchmesser belief sich hier auf 7, der kleinste auf 5 cm. Nach unten nahm der Umfang etwas ab; 10 cm über der Erde betrug er 18,5 cm.

Worauf die beiden genannten und andere noch zu besprechende Unterschiede in der Entwickelung der Stämme beruhen, ist unbekannt.

Wie der Stamm, so nimmt auch die Wurzel bedeutenden Umfang an, doch ist dies weniger auffällig, da gleich unter der Erdoberfläche starke Seitenwurzeln entstehen, die an der Verstärkung teilnehmen. So hatte eine Hauptwurzel dicht unter der Ansatzstelle einen Durchmesser von 4,3 cm; in 10 cm Entfernung davon nur 2 cm. Auf dieser Strecke entsprangen mehrere starke Seitenwurzeln.

Der Erwähnung bedarf noch die Tatsache, dass manche Pflanzen auf der Stammoberfläche kleine Auswüchse erzeugen, Tafel XIX Figur 6, bald nur im unteren Teile, bald auch im mittleren und im oberen. Ihre Zahl und Grösse sind sehr ungleich. Sie können nur vereinzelt auftreten, oder den Stamm in dichter Folge, besonders in der unteren Region, fast bedecken. Die kleinen stellen nur wenig hervortretende Hügel dar, während die grössten einen Durchmesser von 7—8 mm erreichen. Sie bilden sich besonders auf der beleuchteten Seite des Stammes.

Werfen wir nun einen Blick auf die Blätter. Auch sie erreichen ungeheuren Umfang, vor allem an den Pflanzen, deren Stamm überwiegend im oberen Teile wächst. An solchen kamen Blattflächen mit einem Querdurchmesser von 45—48 cm und einem Längendurchmesser

vor, der nur etwas weniger, 42—45 cm, mass. Vergrössert wird die Fläche noch dadurch, dass sie zahlreiche kleine und grössere Ausbuchtungen bildet, deren Konkavität bald nach oben, bald nach unten gerichtet ist. Die Zunahme des Umfanges, welche Nervatur und Rand gestatten, genügt offenbar dem Wachstumsbestreben des Parenchyms nicht. Im Ganzen ist die Fläche, und mit ihr der Stiel, in weitem Bogen abwärts gekrümmt, die Konkavität also im Ganzen nach unten gewandt. Hand in Hand mit der Flächenzunahme geht eine Verdickung sowohl der Nerven als des Parenchyms. In den Winkeln, die die starken Seitennerven mit dem Hauptnerven bilden, entstehen häufig Anschwellungen; auch an andern Orten treten nicht selten kleine Hügel auf. Die Farbe dieser Blätter ist dunkelgrün, das Ganze strotzend.

Der mächtigen Entwickelung der Fläche entspricht das Wachstum des Stieles. Auch er verdickt sich bedeutend; auf mittlerer Höhe hat er bis zu 13—15 mm Breitendurchmesser bei etwa gleicher Höhe. An der Basis nimmt er auf kurzer Strecke ausserordentlich an Umfang zu, hier wächst seine Breite bis auf 40 und mehr mm, entsprechend dem Kissensockel, auf dem er ruht. Damit stimmt auch die Form insofern überein, als er hier auf der Unterseite stark vortretende Hügel bildet, die denen am Stamm entsprechen. Im Spätsommer traten auf der Oberseite des Stieles, hier und da auch auf der Unterseite, Längenrisse im Parenchym auf, die aber die Stoffwanderung nicht verhinderten.

Im allgemeinen gilt die Regel, dass die Entwickelung des Blattes und die des zugehörigen Stammteiles sich entsprechen, doch kommen auch Ausnahmen vor. So fand sich in den Kulturen des Sommers im Jahre 1902 eine Pflanze, an der die oberen Blätter bedeutenden Umfang erreichten, indes der zugehörige Stammteil auffallend wenig wuchs. Die Blattfläche hatte hier eine Breite von 49 cm, eine Länge von 47 cm und die Stiel-Basis wies die seltene Breite von 60 mm auf. Der Kissensockel am Stamm dicht unter dem Stiel mass dagegen nur 35 mm in der Breite.

Zur Vergleichung sei angeführt, dass die grössten Blattflächen an den unter denselben äusseren Bedingungen neben unseren anomalen gezogenen gewöhnlichen Pflanzen eine Breite von 32, und eine Länge von 31,5 cm hatten. Sie waren glatt ohne alle Ausbuchtungen, die auch sonst nur selten an normalen Objekten wahrgenommen wurden.

Beim Absterben im Herbste verhielten sich die anomalen Pflanzen verschieden. Einige hatten im Oktober noch grüne Blätter, zu einer

Zeit, wo die normalen schon gelb wurden; andere dagegen, besonders die stark entwickelten mastigen, begannen beträchtlich früher zu verfallen. An ihnen zeigten sich schon um die Mitte des September die Anfänge des Absterbens: die grossen Blätter auf der Sonnenseite wurden gelb, ein Vorgang, der sich von oben nach unten fortsetzte und dann erst die Glieder der Schattenseite ergriff. Anfangs Oktober waren alle Blätter der Sonnenseite gelb oder braun und teilweise schon eingerollt, die der Schattenseite ebenfalls schon fast sämtlich gelb. Besonders stark und früh zeigte sich der Verfall an den mächtigen Blatt-Basen; sie nahmen braune Farbe an und gingen rasch in Fäulnis über. Auch die Achse begann früh abzusterben, um so früher, je fleischiger sie war; wieder waren es die saftigen Teile, die Rippen, die sich zuerst zersetzten. So verfiel die obere Region verhältnismässig früh, die untere holzigere folgte ihr erst später nach. Im ganzen genommen gehen die am Blühen verhinderten Pflanzen ebenso schnell oder schneller zu Grunde, als die normalen. An diesen trocknen die Stämme meist langsam ein, an jenen entsteht des reichen Inhalts halber häufig Fäulnis. Durch die Unterdrückung der geschlechtlichen Tätigkeit wird also die Lebensdauer der Versuchs-Objekte nicht erhöht.

Ueber Wurzelgallen.

Wir können die Sonnenblume nicht verlassen, ohne einer Krankheit ihrer Wurzel zu gedenken, die an einzelnen Pflanzen, normalen wie hypertrophischen, auftrat. Sie bestand in Anschwellungen, deren Zahl sehr verschieden, an einigen Objekten ausserordentlich gross war. Sie fanden sich an den Seiten und an den Enden kleiner Seitenwurzeln in Ein- oder Mehrzahl (Taf. XIX, Fig. 7, 11, 12), nicht selten auch an ganz kleinen Adventiv-Wurzeln, die unmittelbar aus dem Stammgrunde entsprangen. Die grösste Zahl beobachtete man an der Erdoberfläche oder dicht darunter; in den tieferen Schichten des Bodens waren sie ungleich weniger vorhanden.

Wie die Untersuchung feststellte, handelte es sich um die durch das Wurzelälchen (Heterodera Schachtii) hervorgerufenen Gallen. Der Bau der kleinen Körper stimmte in allen Punkten mit der Beschreibung überein, die *Müller*[1]) und *Frank*[2]) von dieser Krankheit gegeben. Wir

1) *Müller, C.*, Mitteilungen über die unseren Kulturpflanzen schädlichen, das Geschlecht Heterodera bildenden Würmer. Landwirtschaftl. Jahrbücher, Zeitschrift f. wissenschaftl. Landwirtschaft, herausg. von *Thiel*. Bd. XIII. Berlin 1884. S. 1.

2) *Frank, B.*, Ueber das Wurzelälchen und die durch dasselbe verursachten

würden ihres Auftretens in unsern Kulturen nicht erwähnen, wenn die Anschwellungen nicht an einigen hypertrophischen Pflanzen eine Grösse erlangt hätten, die sie, soweit sich aus der Literatur entnehmen lässt, sonst nicht erreichen. Nach *Frank*[1]) haben sie meist nur wenige Millimeter im Durchmesser „und Hanfkorn- bis Erbsengrösse ist das gewöhnliche Maximum". An unsern Objekten schwankte der Durchmesser der gewöhnlichen Formen zwischen 1 und 3 mm; an den hypertrophischen aber wurden Bildungen erzeugt, die bis zu 12, 15 (Taf. XIX, Fig. 5 und 14), ja sogar bis zu 19 mm im Durchmesser hatten. Zwischen den grossen und kleinen Gestalten war eine ununterbrochene Reihe von Uebergängen vorhanden. Die grossen fanden sich meist an der Erdoberfläche, nur vereinzelt darunter. Ihre Zahl an der einzelnen Pflanze war gering, doch konnten sie auch in beträchtlicher Zahl auftreten, so besonders an einer Pflanze, die einen überraschenden Anblick gewährte (Taf. XX, Fig. 5). Sie brachte, wie man sieht, eine ganze Schar solcher grossen Körper hervor.

Anfangs glaubte man, in den grossen Bildungen besondere Knollen vor sich zu haben, allein die Untersuchung lehrte, dass auch sie durch das Wurzelälchen verursacht waren: die Höhlen im Innern und deren Inhalt liessen daran nicht zweifeln. Sie wichen nur dadurch von den kleineren ab, dass die Höhlen an Volum beträchtlich zurücktraten gegenüber dem sie umgebenden Gewebe, vor allem dem parenchymatischen der Rinde. Dieses bestand bald aus isodiametrischen, regellos gelagerten Elementen, bald aus langen geraden oder gewundenen Reihen von Zellen, denen ähnlich, die in der Rinde der hypertrophischen Stämme und an andern Orten erzeugt werden.

Wie kommen nun die grossen Körper zustande? Offenbar dadurch, dass die Aelchen zunächst auf das Gewebe der Wurzel einen Reiz ausüben, der die Wucherung verursacht; dass dann aber, nachdem einmal das Wachstum begonnen, die in der Pflanze im Ueberfluss vorhandenen Nährstoffe herbeiströmen und die Entstehung von Gewebekörpern bewirken, deren Umfang mehr oder weniger weit über das Bedürfnis der Tiere hinausgeht. Die Bildungen sind nun Knollen ähnlich, in denen die Pflanze einen Teil der in ihr angehäuften Reserve-Stoffe ablagert. Besonders sei noch hervorgehoben, dass die mit den

---

Beschädigungen der Pflanzen. Ebenda Bd. XIV, Berlin 1885. S. 149. — Die Krankheiten der Pflanzen. 2. Aufl. Breslau 1896. III. Bd. S. 19 ff.

1) Am zuerst genannten Orte S. 155.

zahlreichen Knöllchen besetzte Pflanze nicht früher abstarb, als die übrigen hypertrophischen Objekte, dass sie, wie zu erwarten war, durch den Nahrungsverlust keinerlei Schädigung erfuhr.

Es würde sich verlohnen, an geeigneten gallenbildenden Pflanzen Hypertrophien hervorzurufen und zu sehen, ob sich infolgedessen die Tumoren stärker entwickeln, als unter gewöhnlichen Bedingungen.

Ricinus africanus und communis.

Da man erwarten durfte, dass auch bei diesen stark wachsenden Arten die Verhinderung des Blühens anomales vegetatives Wachstum hervorrufen werde, so wurden mit ihnen die erforderlichen Versuche angestellt. Sie bedurften jedoch weit sorgfältigerer Ueberwachung als die Sonnenblume, da sie die Eigenschaft haben, aus versteckten Knospen der höheren, wie der tieferen Stamm-Region Blütenstände zu bilden. Die Pflanzen wurden rechtzeitig an einem sonnigen Ort ins Freie gepflanzt und stets kräftig ernährt.

Wie vorausgesetzt, entstanden nun ungewöhnlich starke Pflanzen. Die Blätter erreichten bedeutende Grösse und hatten sattgrüne Farbe, und entsprechend kräftig wurde der Stamm mit seinen Aesten entwickelt. An beiden machte sich vor allem die Tatsache bemerkbar, dass der Grund der Seitensprosse mit dem Teil der Tragachse, auf dem sie ruhen, zu sockelartigen Bildungen wurden. Im einen Falle erschienen sie bloss wie mässig starke Anschwellungen des Knotens, im andern wie umfangreiche Wülste an und unter dem Blattgrunde. So hatte, um nur ein Beispiel zu nennen, der Spross über dem Knoten einen Durchmesser von 22 mm, unter dem Knoten von 29,5 mm, am Knoten aber, am Orte der kräftigsten Sockelbildung, einen solchen von 46 mm. An der normalen Pflanze treten diese Anschwellungen nicht oder nur als Andeutungen auf.

Am bedeutendsten entwickelt sich die Stamm-Basis an der Erdoberfläche, sowie der obere Wurzelteil; beide zusammen boten an grossen Pflanzen ein fast rübenartiges Bild dar. Auch die basalen Seitenwurzeln hatten übernormalen Umfang.

Phyllocactus.

Indem wir auf die Besprechung weiterer Beispiele, die sich ähnlich verhielten wie Ricinus oder bloss ihre Achsen verdickten und ihre Blätter vergrösserten, verzichten, wenden wir uns nun zu den Versuchen, die mit verschiedenen Formen der Gattung Phyllocactus angestellt

wurden. Es wurden hauptsächlich benutzt die Bastarde zwischen Ph. phyllanthoides und Cereus speciosissimus und deren Varietäten, ferner Ph. anguliger. Auch Sprosse der grossen blattartigen Rhipsalis-Arten verwandte man; sie erwiesen sich aber im ganzen weniger geeignet, als die Phyllocactus-Formen.

Um die Glieder — zum Versuche dienten sowohl die zwei- als die dreiflügeligen — an der Blütenbildung zu verhindern, was sich nur erreichen liess, wenn man alle Sprossbildung unterdrückte, wurden sie von der Mutterpflanze getrennt, danach der ganze Rand der Flügel bis zu solcher Tiefe abgetragen, dass man bestimmt annehmen durfte, der bleibende Teil enthalte keine versteckten Sprossanlagen mehr. An andern Gliedern entfernte man nur durch zwei konvergierende Schnitte das Gewebe der Blattachseln, liess die Flügel sonst aber unverletzt. Die so behandelten Sprosse liess man an der Luft ihre Wunde etwas vernarben und pflanzte sie dann als Stecklinge. Sie bewurzelten sich rasch, erzeugten aber keine Sprosse, weder im ersten, noch in den folgenden Jahren. Wohl aber begannen sie in die Dicke zu wachsen und bildeten endlich auffallende Körper. Beim Beginn des Versuches stellten sie die bekannten dünnen Flächen mit etwas vortretenden Mittelnerven dar; nach zwei bis drei Jahren waren sie zu fleischigen Körpern mit elliptischem Querschnitt herangewachsen, an denen der Mittelnerv zwar hervortrat, aber gleichmässig in das Gewebe der Flügel überging. Anfangs hatten sie, von den Wunden abgesehen, grüne Farbe und unversehrte Epidermis. Später aber versagte diese den Dienst und wurde durch eine Korkschicht ersetzt, die von braungrauer Farbe war. So erhielten sich die Glieder jahrelang, wuchsen aber nach den ersten Jahren, soweit sich sehen liess, an Umfang nicht mehr. Unsere ältesten Objekte sind nunmehr über acht Jahre alt.

Um ein Bild der Grössenverhältnisse zu geben, sei erwähnt, dass ein solcher Spross mit zwei Flügeln bei Einleitung des Versuches im längsten Durchmesser 33 mm, senkrecht dazu am Mittelnerv 8 mm und rechts und links von diesem in der Fläche im kleinsten Querdurchmesser 3,5 und 4 mm mass. Nach zwei Jahren waren die drei Durchmesser der Reihe nach auf 36,5, 13,5 und 12,5 mm angewachsen, beim letzten die Flügelmitte gerechnet.

Weitere mit diesen Pflanzen ausgeführte Versuche werden später beschrieben werden.

II. Histologische Untersuchung.

A. Knollenpflanzen.

Der Kohlrabi.

Von den beiden zum Versuch verwandten Knollenpflanzen bedarf die Runkelrübe hier keiner näheren Besprechung. Das sekundäre Dickenwachstum der Knolle verlief innerhalb der der Rasse eigenen Bahnen im zweiten Jahre ebenso, wie im ersten, abgesehen davon, dass es, wie früher erwähnt, im zweiten exzentrisch war[1]). Wir wenden uns daher alsbald zum Kohlrabi, und setzen hier als bekannt voraus, was wir früher über den Bau der normalen Pflanzen angegeben haben.

Der Stamm ohne die Blattkissen.

Zu der Zeit, wo die Operation ausgeführt wurde, hatte der Stamm auf der Höhe der Schnittfläche schon einen kräftigen Holzkörper gebildet; in der Mitte der einzelnen Bündel zählte man radiale Reihen von 10—12, ja in starken Strängen noch mehr, an den Markstrahlseiten selbst von 20 und mehr Holzzellen. Die Ausbildung dieser Elemente und der Gefässe hält hier noch ungefähr gleichen Schritt; diese treten am äusseren Umriss des Holzteiles nicht oder nur vereinzelt vor. Der Hartbast ist noch collenchymatisch oder beginnt eben, seine äusseren Elemente zu echten Bastzellen umzugestalten.

Die Vergleichung des normalen Stammes mit dem durch die Operation veränderten lehrt nun, dass in diesem die Bildung der Holzzellen bald nach der Entfernung des Blütenstandes erloschen ist, die

---

1) Zu dem im Texte Gesagten sei noch Folgendes erwähnt.

In Runkelrübenfeldern beobachtet man nach *Rimpaus* Angabe hier und da Pflanzen, die im zweiten Jahre ihre Samen reifen, aber dabei nicht alle Nährstoffe verbrauchen. Der Ueberschuss wird zum Dickenwachstum der Knolle verwandt. Der Zuwachs ist nicht allgemein, sondern örtlich. Es treten hoch gewölbte, senkrecht an der Rübe verlaufende Leisten auf, oft auch konische Auswüchse nach oben. „Ich habe sogar Rüben gefunden, welche im zweiten Jahre gar nicht zum Sprossen kamen, sondern nur kurze buschige Blattkronen bildeten und bedeutende Verdickungen an der Wurzel zeigten." (S. *Rimpau*, *W.*, Das Aufschiessen der Runkelrüben. Landwirtschaftl. Jahrbücher. Bd. V. Berlin 1876. S. 43.)

Solche Rüben, die Samen getragen hatten und doch gewachsen waren, wurden von *de Vries* untersucht. Es fand sich, dass in den Leisten neue Bündelkreise entstanden waren, deren Zahl 7—9 betrug; die äussersten von ihnen waren jedoch nur schwach ausgebildet. (*De Vries*, *H.*, Ueber abnormale Entstehung sekundärer Gewebe. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, XXII. Bd. Berlin 1891. S. 45 u. 46.)

In unsern Versuchs-Objekten belief sich die Zahl der sekundär erzeugten Bündelkreise in den breiten Ausbuchtungen auf 5—8.

der Gefässe sich dagegen fortgesetzt hat. An Stelle der Holzzellen sind zartwandige Elemente entstanden, in denen die Gefässe als mehr oder weniger weit über die Holzzellengrenze vortretende Reihen oder Gruppen liegen. Ob der Siebteil abnorm in die Dicke gewachsen war, konnte nicht festgestellt werden; an einzelnen Orten hatte er ungewöhnlich starken Durchmesser, an andern nicht. Ebenso liess sich nicht sicher ermitteln, ob das Wachstum des Hartbastes durch die Operation beeinflusst wurde. Man erhielt den Eindruck, es sei in einzelnen Bündeln die Bildung der Bastzellen fortgesetzt worden, während sie in andern bestimmt unterblieben war. Solche Verschiedenheiten beobachtet man aber auch im normalen Stamme und es war daher kein bestimmter Schluss zu ziehen. — Im Mark entstehen die derbwandigen Zellen und weiter der Phellogen-Ring in derselben Art, wie wir sie in der normalen Pflanze wahrnahmen.

Sieht man von dem Aufhören der Holzzellenbildung ab, so sind demnach die Wachstumsveränderungen, die durch die Operation im Stamme hervorgerufen werden, nicht beträchtlich.

Was dagegen alsbald in die Augen fällt, ist der grosse Reichtum an Reserve-Stoffen in der Rinde, den Markstrahlen, in der äusseren und selbst der inneren Mark-Region und ferner im Weichbast. Der für die Untersuchung wichtigste Körper, die Stärke, findet sich grobkörnig in den parenchymatischen Elementen der Rinde, des Markes und der Markstrahlen im Bereiche des Holzteiles, feinkörnig in der Stärkescheide, den parenchymatischen Zellen des Siebteiles, den Markstrahlen im Bereiche des Bastteiles und den dünnwandigen Zellen des primären Gefässteiles. Mit Ausnahme der inneren Markzellen sind die genannten Gewebe reich mit Stärke versehen, stellenweise ganz dicht damit angefüllt. Wie schon der Querschnitt bei mikroskopischer Betrachtung verrät, die bekannten Reaktionen aber bestimmt zeigen, führen die Siebröhren und verwandten Elemente bedeutenden Gehalt an Eiweissstoffen.

Auf die Knolle übt die Unterdrückung des Blühens grossen Einfluss aus. Zu der Zeit, wo unter normalen Verhältnissen ihr Gewebe dem Verfalle entgegengeht, ist es hier noch völlig frisch. In ihrem Marke sind Höhlen entweder nicht entstanden oder sie haben nur geringen Umfang erlangt. Daher fehlen auch die sie begleitenden Erscheinungen, ihre verschiedenen Wandauskleidungen, um diese Zeit noch gänzlich oder treten nur als Andeutungen auf. Hier und da gewahrt man

Gruppen derbwandiger Zellen, im ganzen aber ist das Gewebe noch turgeszent. Stellenweise findet man mehr oder minder dichten Gehalt an Reserve-Stoffen.

Das Blattkissen.

Damit gelangen wir zur Hauptsache, zu dem Blattkissen. Es entsteht, wie unsere Abbildungen lehren, auf der Strecke des Uebertrittes der Blattspurkörper in den Stamm; hier vollziehen sich die merkwürdigen histologischen Vorgänge, die wir nunmehr betrachten wollen.

Um einen Eindruck der ausserordentlichen, hier stattfindenden Veränderungen zu gewinnen, betrachte der Leser die Figuren 2, 10, 17 und 24 auf Tafel VI, ferner 2, 7, 18 und 26 auf Tafel VII. Sie wurden, wie die dazu gehörenden, bei 2—5facher Vergrösserung hergestellt. Mit ihnen vergleiche man Figur 33, Tafel II, die aber, weil bei 10facher Vergrösserung gezeichnet, das Verhältnis zwischen normalem und anomalem Bau nicht unmittelbar erkennen lässt. Um dies zu ermöglichen, wurde noch nachträglich auf Tafel X die Figur 18 eingeschaltet, die das normale Kissen bei 2,5facher Vergrösserung wiedergibt.

Den früher beschriebenen äusseren Bildern (s. Taf. XVI) entsprechend hat man zwei Hauptformen zu unterscheiden, die aber durch Uebergänge verbunden sind. In der ersten führt die Blattachsel eine kräftige Spross-Basis, in der zweiten ist diese klein und unentwickelt. In jener nimmt der Sprossgrund erheblichen Anteil an der Gewebebildung des Körpers, in dieser tritt er zurück, und es wird fast die gesamte Gewebemasse von den Blattspursträngen und dem sie umgebenden Parenchym hergestellt. Die Figuren 26 und 7, Tafel VII geben ausgebildete Beispiele beider Formen wieder, Figur 2, Tafel VII und Figur 24, Tafel VI zeigen Mittelbildungen. Die starke Beteiligung des Achselsprosses findet hauptsächlich in den oberen Teilen des Spross-Systems statt. Nimmt er in hohem Grade an der Gewebebildung teil, dann ist das gesamte Bild weniger interessant, als dann, wenn das Blattkissen fast den ganzen Körper bildet. Es sei zunächst diese Form ins Auge gefasst.

Wie ein Blick auf die Abbildungen lehrt, nehmen sowohl die Rinde, als die in ihr verlaufenden Bündelgruppen bedeutend an Umfang zu; im einzelnen aber finden sich beträchtliche Verschiedenheiten. Bald tritt das Gewebe der Rinde mehr hervor, bald das der Bündelkörper, doch sind diese Unterschiede gering. Grössere zeigen sich im

Wachstum der einzelnen Stranggruppen. Gewöhnlich entwickelt sich die der Anlage nach stärkere mittlere am kräftigsten, die seitlichen bleiben mehr oder weniger zurück; daneben kommt es aber auch vor, dass diese stark wachsen und selbst mit der mittleren gleichen Schritt halten. Dabei kann die Ausbildung auf beiden Seiten etwa gleich und symmetrisch sein, oder es können die Körper der einen Seite oder einer davon voraneilen und dadurch der Umriss des ganzen Kissens asymmetrisch werden (s. die genannten Figuren). Worauf es beruht, dass das Gebilde sich bald mehr radial, bald mehr tangential, bald symmetrisch, bald asymmetrisch entwickelt, konnte bisher nicht ermittelt werden. Es wiederholt sich hier die sonst oft gemachte Erfahrung, dass, sobald die Natur das Gebiet des Normalen verlässt, unter den nun erzeugten Bildungen die Summe der Asymmetrien zunimmt.

Die Rinde.

Untersuchen wir nun zunächst die Rinde. Wie früher angegeben, behält der Körper seine glatte Oberhaut während der ersten und mittleren Wachstums-Periode; die Epidermis vermag durch Teilung ihrer Zellen der Vergrösserung zu folgen. Später aber hört dies auf; es entsteht Kork und an grossen alten Kissen bilden sich gewöhnlich Risse, deren Flächen sich mit Kork bedecken. — Das äussere Rindengewebe unter der Epidermis oder dem Korke ist im ganzen etwas grosszelliger, als das innere; und dieses geht allmählich in das Gewebe zwischen den Baststrängen über; scharfe Grenzen sind hier nicht vorhanden.

Die vergleichende Betrachtung der Querschnitte des normalen und des anomalen Kissens zeigt, dass das Gewebe in diesem grosszelliger ist, als in jenem. Messungen ergaben, dass die Zellen des anomalen Gebildes durchschnittlich etwa 2—2,5 mal so gross sind, als die des normalen; ja, man findet noch grössere Unterschiede. So wurden im normalen Organ auf zwei Flächen von 3240 und 3255 Quadrat-Einheiten, der mittleren Region entnommen, (bei 140facher Vergrösserung), 62 und 69, im Mittel also 65, Zellen gezählt. Im anomalen Gebilde fanden sich auf zwei den entsprechenden Orten angehörenden Flächen von 5142 und 6345 Quadrat-Einheiten 38 und 36 Zellen. Im normalen Organ wären auf diese Flächen 103 und 127 Zellen gekommen; die Elemente im anomalen waren also 2,7- und 3,5 mal so gross, als die im normalen. Die Flächen, hauptsächlich die eine, waren aber besonders grosszellig, und man wird nach den übrigen Messungen, die nicht aufgezählt zu

werden brauchen, annehmen dürfen, dass, wie erwähnt, die Zellen des anomalen Gebildes 2—2,5 mal so gross sind, als die des normalen. — Dieselben Unterschiede bestehen in der hypertrophen Achse zwischen den Elementen des anomalen Kissens und der Rinden-Region unter diesem Körper.

Der Rinde ähnlich verhält sich die Epidermis im hypertrophen Kissen, deren Zellen ebenfalls ungefähr 2—2,5 mal so gross sind, als im normalen Organ; doch sind die Grössenunterschiede zwischen den einzelnen Elementen im ganzen weniger beträchtlich, als in der Rinde. Aus den Messungen sei nur ein Beispiel angeführt. Auf einer Fläche von 3725 Quadrat-Einheiten der Oberhaut des normalen Gebildes zählte man 85 Zellen, 4 Spaltöffnungen nicht eingeschlossen. Am hypertrophen Kissen fanden sich auf einer Fläche von 4096 Quadrat-Einheiten nur 48 Zellen und 2 Spaltöffnungen. Eine gleich grosse Fläche der normalen Haut würde 93 Zellen enthalten haben. Die Elemente des hypertrophen Organs waren also annähernd doppelt so gross, als die der gewöhnlichen Haut. Auch die Zellen der Spaltöffnungen vergrössern sich beim Wachstum des Kissens etwas, doch wurde nicht bestimmt, in welchem Masse; man erhielt nicht den Eindruck, als ob auch hier die zweifache Grösse der normalen erreicht wurde. Neue Spaltöffnungen scheinen am hypertrophen Gebilde nicht angelegt zu werden. In dem angegebenen und in andern Beispielen war die Zahl auf den gemessenen Flächen nicht gewachsen.

Damit wenden wir uns zu den weiteren Bauverhältnissen der Rinde. Schon beim ersten Blick fällt ihr ausserordentlicher Reichtum an Sklerenchym-Zellen auf. Man sieht diese Elemente von der äussersten Lage unter der Epidermis an einzeln oder in kleinen Gruppen durch das ganze Gewebe verbreitet. Ihre Menge ist, besonders über den Holzkörpern, so gross, dass sie auf dem Querschnitt ein Viertel, ein Drittel und selbst die Hälfte der Fläche einnehmen, ja sie können noch über dieses Mass hinausgehen. Ihre Wanddicke ist sehr ungleich, und es sind die Elemente mit den verschieden starken Wänden regellos verteilt. Die Mehrzahl hat regelmässige Gestalt, sie behält ungefähr die Form bei, die sie zur Zeit der Anlage hatte (Taf. V, Fig. 16). Andere aber, und zwar eine nicht unerhebliche Zahl, nehmen bei ihrer Gestaltung zu Sklerenchym-Zellen abweichende Formen an. In den häufigeren einfachen Fällen bilden sie längere oder kürzere, stumpfe oder schmale, gerade oder gebogene, manchmal hakenförmige Auswüchse (Taf. IV, Fig. 15, 12, 17;

Taf. V, Fig. 23; Taf. VI, Fig. 14, 28). Daneben kommen, jedoch minder häufig, Elemente mit mehreren ungleich gestalteten Verästelungen vor (Taf. V, Fig. 4, 18 und 19). Von diesen Formen ist nur ein Schritt zu den seltsamen Gestalten, die in Figur 18, Tafel IV; Figur 5 und 10, Tafel V; Figur 4, Tafel VI wiedergegeben sind. Einzelne darunter gewähren mit ihren Auswüchsen fast einen gekröseartigen Anblick. Unsere Abbildungen geben aber nur eine Andeutung solcher Formen. Die Endglieder in dieser Reihe waren mit so zahlreichen Verästelungen versehen, dass darauf verzichtet wurde, sie zu zeichnen. Man denke sich die in den zuletzt genannten Figuren abgebildeten Elemente beträchtlich grösser und mit Auswüchsen nach allen Richtungen versehen. Derartige Gestalten wurden vereinzelt sowohl dicht unter der Epidermis, besonders in den Vertiefungen zwischen zwei Gefässkörpern, als auch in der inneren Rinde beobachtet, weniger in deren mittlerer Region.

In grossen Blattkissen kommen neben diesen sklerenchymatischen noch weitere dickwandige Elemente vor, die sich von echten Bastzellen nicht unterscheiden lassen. Man gewahrt sie selten in der äusseren, hier und da in der mittleren, etwas häufiger in der inneren Rinde. Wir behandeln hier zunächst nur die an den beiden erstgenannten Orten auftretenden. Sie bilden kleine Gruppen, die teils von dünn-, teils von dickwandigem Parenchym umgeben sind (Taf. VIII, Fig. 2). Ihre Wände sind meist stark verdickt, oft bis zum Verschwinden des Lumens; die Schichtung ist deutlich und ebenso die Ausbildung verschieden dichter Schichten-Komplexe. Diese Bastzellen haben ungleiche, im ganzen aber nur geringe Länge, verglichen mit der der langen Fasern, die an der Aussenseite der Bastbündel entstehen (Taf. VI, Fig. 19).

Werfen wir nun noch einen Blick auf die nicht sklerenchymatisch ausgebildeten Zellen der Rinde. Ihre Wanddicke ist etwas ungleich, im ganzen kräftiger im äusseren, als im inneren Teile; in unsern Figuren wurden diese Unterschiede jedoch nicht angedeutet, sondern alle Umrisse mit einfachen Linien gezeichnet. Die Wände sind reich getüpfelt, die Tüpfel von rundlicher oder ovaler Form, meist in Gruppen zusammenliegend (Taf. VII, Fig. 8; Taf. VIII, Fig. 2). Der grossen Mehrzahl nach haben die Zellen einfache parenchymatische Gestalt, einzelne aber zeigen abweichenden Umriss, zuweilen sogar auffallende Formen. Auch sie bilden Ausbuchtungen, spitze oder stumpfe Fortsätze u. dgl. (Taf. VI, Fig. 20, 21 und 23; Taf. VII, Fig. 8).

Am auffallendsten gebaut ist die innere Rinde; da sie aber oft von der Bast-Region nicht zu trennen ist, so soll sie erst später besprochen werden. Hier haben wir noch kurz der Entwickelungsvorgänge zu gedenken, die die Entstehung des Kissens einleiten. Der Bau der primären Rinde wurde früher beschrieben; wir erinnern an das darüber Gesagte und verweisen auf Figur 5, Tafel VIII. Die Bildung des Kissens beginnt mit einer Vergrösserung aller Zellen, sowohl der Epidermis und der collenchymatisch ausgebildeten subepidermalen, als der chlorophyllreichen und der darunter gelegenen Schichten. Dann tritt, ebenfalls in allen Zellen, die Teilung ein; in der Epidermis sind die jungen Wände radial, in den darauf folgenden Lagen radial und tangential gerichtet (Taf. VIII, Fig. 8). Sehr bald werden auch einzelne Elemente zu Sklerenchym-Zellen (in unserer Abbildung sieht man links zwei der ersten) und nun spielen sich all die Gestaltungsvorgänge ab, als deren Ende die vorhin besprochenen eigentümlichen Idioblasten erscheinen. In dem wachsenden Gewebe ist der collenchymatische Bau der Zellwandreihen unter der Epidermis noch längere Zeit zu erkennen; später aber, wenn der Umfang des Körpers grösser wird und das einstige Collenchym durch Teilung nach allen Richtungen an der Bildung des inneren Gewebes teilgenommen hat, gewahrt man höchstens an einzelnen Wänden noch Reste der collenchymatischen Struktur. Das grosse Blattkissen hat kein Collenchym.

So lebhaft aber auch die Teilung in den Zellen der Rinde und Epidermis ist, sie hält doch nicht gleichen Schritt mit der Volum-Zunahme. Daher kommt es, dass, wie wir sahen, die endliche Grösse der Elemente beider Gewebe etwa das Doppelte von der beträgt, die sie im normalen Kissen hat.

Die Bündelkörper.

Bietet schon die Rinde überraschende Erscheinungen, so gestalten sich die Bündelkörper noch ungleich auffallender.

Das Bild, das sie dem Auge gewähren, ist sehr verschieden, ein Umstand, der erstens auf der ursprünglichen Anordnung der Bündel in den kleinen Körpern, die in der Einleitung beschrieben wurde, zweitens auf der Stärke des Wachstums der Kissen beruht. Zur Orientierung sei zunächst der Blick auf den Verlauf der Cambiumzonen gerichtet, in denen sich die Verschiedenheiten besonders deutlich aussprechen.

Ist die Anordnung der Bündel ganz oder auch nur annähernd ra-

diär, so schliessen sich meistens ihre Cambium-Streifen durch Ueberbrückung der etwa vorhandenen Lücken zu einem Ringe zusammen, der nun nach aussen und innen tätig ist (Taf. VIII, Fig. 4; Taf. VII, Fig. 26 u. a.). Hat dagegen der Körper halbmondförmige Gestalt, ist er auf der Innenseite offen, dann wird die Lücke meist nicht überbrückt, sondern das Cambium der beiden dieser Lücke angrenzenden Bündel bildet auf den ihr zugewandten Seiten nach innen, d. h. nach dem Mittelpunkte der Stranggruppe hin, Platten, die auf dem Querschnitt als feine Züge oder Streifen erscheinen. Diese können nun auf der Höhe der primären Gefässteile der beiden Bündel endigen oder sich über die Vasal-Teile aller Bündel der Gruppe hin fortsetzen und vereinigen. Geschieht dies, dann weist der Körper einen Cambium-Ring mit tiefer Falte über der Lücke auf. Diese Falte kann einfachen Verlauf zeigen (Taf. VIII, Fig. 10); oder sie kann zwischen den einzelnen Bündeln noch einmal besondere Ausbuchtungen bilden (Taf. IX, Fig. 4, ferner in Fig. 10, Taf. VI der Körper rechts oben). In den eben beschriebenen Beispielen hing die im Innern des Körpers gebildete Falte mit dem äusseren normalen Cambium zusammen. Es können aber auch innere Falten ohne diese Verbindung entstehen. Um die primären Gefässteile können sich Cambium-Bögen bilden, die bis zu wechselnder Tiefe in die Strahlen hinabreichen, hier aber enden, ohne sich zu vereinigen. Figur 24 auf Tafel VI zeigt um sieben Gefässteile der medianen Gruppe solche Bögen, während die Stränge aussen durch einen gemeinsamen Ring verbunden sind. Wie auf beiden Seiten einer Gefässreihe, so kann das Cambium auch nur auf einer Seite erzeugt werden: dann entstehen kleinere oder grössere Cambium-Platten, die auf dem Querschnitt ausser Zusammenhang mit dem übrigen Meristem stehen. Noch auffallender ist, dass sich auch im äussern Teile eines Bündels um Gefässreihen Cambium-Streifen bilden können, die sich in grösserer oder geringerer Entfernung vom allgemeinen Cambium-Ringe vereinigen. Die Streifen können sich aussen einfach an diesen anschliessen oder sich auch hier verbinden und so kleine Ellipsen herstellen (Taf. IX, Fig. 5 cc), die wie selbständige Bündel aussehen. Im ganzen aber beobachtet man diese Erscheinung selten.

Schon in dem Angeführten offenbart sich eine überraschende Fähigkeit unserer Bündelkörper zu anomaler Cambium-Bildung; fast noch mehr tritt sie in andern Fällen in die Augen, besonders dann, wenn die Körper umfangreich werden. Ein erstes Beispiel bietet der in Fi-

gur 12 auf Tafel VIII dargestellte Körper. Hier sind die vier auf der linken Seite gelegenen Bündel durch einen gemeinsamen Cambium-Streifen verbunden, der sich am oberen und unteren Bündel auf den Seiten nach innen fortsetzt, hier aber endigt. Wie die vier Bündel der linken, so sind auch die drei der rechten Seite und das untere mit gemeinsamem Cambium versehen, das aber drei tief eindringende Falten bildet, von denen zwei bis in die Mitte des Körpers reichen, am oberen seitlichen und am unteren Bündel endigt es auch hier wieder blind. Der obere Strang der Gruppe endlich hat einen Cambium-Streifen, welcher von der Aussenseite auf die beiden Innenseiten übergreift, ohne mit dem der benachbarten Bündel in Zusammenhang zu treten. — Ein ähnliches Bild gibt das in Figur 7, Tafel VII abgebildete Kissen wieder. In seinem medianen Körper sind fünf Stränge durch einen Cambium-Streifen vereinigt, der sich von den Seiten der beiden äusseren aus nach innen fortsetzt und über den primären Gefässteilen schliesst. Die zwei andern, in der Figur oben liegenden Bündel haben jedes um sich herum einen vollständigen Cambium-Ring erzeugt. Der ganze Körper ist sonach in drei, mit eigenem Wachstum versehene, ungleich grosse Teilkörper zerfallen. Von solchen Bildungen ist nur ein Schritt zu denen, wo alle Stränge sich mit Cambium-Mänteln umgeben, die auf mittlerer Höhe des Kissens unverbunden sind; so in Figur 24, Tafel VI der links gelegene Komplex, ferner der mittlere in Figur 18, Tafel VII, der sich gänzlich in seine einzelnen Bestandteile aufgelöst hat. In ganz starken Körpern endlich kann es vorkommen, dass zu den vorhandenen Strängen noch neue im Innern des Körpers gebildet werden, die wie jene ihre eigenen Cambium-Mäntel erhalten, sonst aber abweichend gebaut sind (Taf. VI, Fig. 17). Derartige Fälle dürfen als die letzten Glieder in dieser ganzen Entwickelungsreihe bezeichnet werden.

Soviel zunächst über den Verlauf der Cambium-Zonen, über die vom Cambium gebildeten Figuren. Wir fassen nunmehr die Bauverhältnisse der Bündelkörper des Näheren und die Entwickelungsvorgänge ins Auge.

War in einem Körper ursprünglich schon eine zentrale Gruppe von Holzzellen vorhanden, so findet man diese stets, auch in den grossen Komplexen, wieder; sie war keiner Umgestaltung mehr fähig. Im ganzen aber begegnet man ihr selten, da zur Zeit der Operation die fraglichen Elemente meist noch zartwandig sind. Nehmen collenchyma-

tisch verdickte Elemente die Mitte ein, so bleiben sie in kleinen Körpern ebenfalls erhalten, in grossen dagegen, deren Veränderungen schon angedeutet wurden und alsbald näher besprochen werden sollen, sieht man nichts mehr oder nur noch Spuren von ihnen; sie werden hier in den Wachstums- und Teilungsvorgang mit einbezogen. Bestimmte, bald mitzuteilende Beobachtungen sprechen dafür, dass die Substanz der verdickten Wandstellen zur Bildung der neuen Wände teilweise verbraucht wird. Doch zeigen stets auch in alten Körpern zu beobachtende Reste der collenchymatisch ausgebildeten Wandteile, dass sie nicht gänzlich verwandelt und verwandt werden.

Die nähere Betrachtung der Cambium-Produkte mag mit dem einfachsten Falle eingeleitet werden, in dem der Körper überhaupt nur wenig wächst. Hier verändert sich sein zentraler Teil nicht oder nur in geringem Masse und das Cambium bildet einen geschlossenen Ring, der nun nach aussen und innen tätig ist. Nach innen erzeugt er Gefässe, die radial geordnet sind und einzeln oder in kurzen Reihen liegen. Den Bau dieser Elemente zeigen unsere Figuren 8 auf Tafel V und 11 auf Tafel VII bei schwacher und bei stärkerer Vergrösserung. Die zuerst entstandenen haben noch verhältnismässig beträchtliche Länge; die späteren sind meist kürzer. Ihre Wände sind reich getüpfelt; die Tüpfel einfach, kurz oder breit spaltenförmig oder behöft mit spaltenförmigem Porus; auch netzförmige Wandverdickung kommt vor. Zwischen den Gefässen und in Reihen neben ihnen, soweit die Bündel reichen, liegen dünnwandige Zellen, deren Gestalt und Grösse ungefähr denen der Gefässe gleichen. Auch ihre Wände führen, besonders in den inneren Teilen der Bündel, ovale oder rundliche Tüpfel (Taf. VI, Fig. 12; Taf. VII, Fig. 23); daneben kommt auch hier leisten- und netzförmige Wandverdickung vor. Doch ist diese bei dem geringen Dickenwachstum der Wand meist so zart ausgebildet, dass man sie erst bei sorgfältiger Untersuchung wahrnimmt. — Neben diesen Zellenformen treten andere dünnwandige Elemente auf, deren Wände reichlich mit kleinen Tüpfeln besetzt sind, und die man, wenn sie derbwandig wären, wie die eben beschriebenen, als Tracheïden bezeichnen würde (Taf. VI, Fig. 11); ferner geteilte derartige Zellen (Taf. VI, Fig. 27). In den primär vorhandenen und in den sekundär in den Bündeln erzeugten Strahlen bildet das Cambium reichlich zartwandige Parenchym-Zellen, die auf dem Querschnitt isodiametrisch sind und deren Längen- den Querdurchmesser nur wenig übertrifft. Von den Gefässen abgesehen, unterbleibt demnach die

Bildung derbwandiger Zellen im Holzteile völlig. Nach aussen gehen aus dem Cambium die Elemente des Siebteils und breite Bänder von Strahlen-Parenchym hervor, dessen Beschaffenheit dem im Holzteil erzeugten gleicht. Der Bau des Siebteiles bedarf keiner näheren Erörterung.

Körper von der eben beschriebenen Art findet man in kleinen Kissen, ferner in grossen, wenn deren Hauptmasse vom Achselspross hergestellt wird, und auch in den übrigen grossen, in denen sie vereinzelt neben den umfangreichen Bündelgruppen liegen.

Auf der nächsten Entwickelungsstufe bleibt die Form des Körpers noch erhalten; das Cambium zeigt noch ringförmigen oder elliptischen Verlauf, und das Ganze macht noch den Eindruck des Geschlossenen. Ein Blick auf den zentralen Teil lehrt aber, dass er wächst, dass seine zartwandigen und collenchymatischen Elemente sich vergrössern und teilen. Dementsprechend wachsen auch die Strahlen und zwar, wie sich von selbst versteht, in ihrer ganzen Länge. Der Vorgang beginnt damit, dass die isodiametrisch gestalteten Zellen einer Reihe sich in tangentialer Richtung vergrössern (Taf. XI, Fig. 4). Erst, wenn sie beträchtliche Länge erreicht haben, folgt die Teilung nach. Die Figur ist nach einer Zellengruppe aus der inneren Zone eines Strahles hergestellt. Besonderes Interesse gewähren die kleinen collenchymatischen Elemente an der Uebergangsstelle der Strahlen zur zentralen Zellengruppe. Wie Figur 14 auf Tafel IX zeigt, wachsen die tangentialen Wände hier auf einem schmalen mittleren Teile ihrer Fläche, während sie sonst zunächst unverändert bleiben; die neuen Radial-Wände treten auch hier erst verhältnismässig spät auf. Die Tatsache, dass man auf den jungen Wandflächen zuweilen noch örtlich verdickte Stellen beobachtet, von denen später nichts mehr zu sehen ist, und dass ferner in der Folge die auf den Seiten der neuen zarten noch vorhandenen dicken Wandstellen verschwinden, spricht für den früher schon angedeuteten Verbrauch der Substanz der verdickten Wandstücke zur Bildung der neuen Wände. Wie in den primären verhält sich das Gewebe auch in den sekundären Strahlen der Gefässteile.

Sehr merkwürdig und für das Verständnis des Wachstums wichtig ist die Tatsache, dass oft nur das Gewebe der inneren und mittleren Region der Strahlen, sowohl der primären, wie der sekundären, grosszellig wird, das der äusseren aber kleinzellig bleibt, ein Verhältnis, das

nur in geringem Grade auf der Teilung in den Strahlen selbst, zum weitaus grössten auf dem Wachstum der Gefässteile, auf deren Spaltung mit zunehmendem Radius beruht. In Figur 4 auf Tafel VIII deuten die hellen Räume die Regionen grosszelligen Gewebes an. Man sieht, wie die Strahlen sich nach aussen verschmälern, wie die in der Zeichnung durch Punktierung dargestellten Gefässreihen zunehmen. Es ist ohne weiteres klar, dass auch die Strahlen im Bereiche des Bastteiles wachsen; sie verhalten sich hinsichtlich der Zellengrösse in der Hauptsache wie die in der inneren Region im Gefässteile. Innen schmal, nehmen sie nach aussen rasch an Breite zu, am schnellsten zwischen zwei auseinander weichenden Phloembündeln. Diesen Vorgang zeigt Figur 11, Tafel IX. Die inneren Zellen des Strahles sind annähernd isodiametrisch, die folgenden verlängern sich schnell in tangentialer Richtung. Wie im Bereiche des inneren Gefässteiles treten auch hier erst spät und sparsam radial gerichtete Wände auf. Dieses Verhältnis dauert aber nur bis zu einer bestimmten Entfernung; in der äusseren Region, vor dem Uebergange des Strahls in die Rinde, werden die Radial-Wände in rascherer Folge erzeugt und die Zellen daher tangential kürzer. Immer aber sind die neuen Wände des Baststrahles so gut wie ausschliesslich radial gerichtet, ein Umstand, der offenbar darauf beruht, dass die Weichbastteile, mit denen die Strahlen in Gewebeverband stehen, aus nicht mehr wachstumsfähigen Dauer-Elementen zusammengesetzt sind. Da, wo die Strahlen in die Rinde übergehen, nimmt die Zahl der Tangential-Wände rasch zu; in der Rinde selbst erfolgt die Teilung zwar ebenfalls überwiegend radial, aber es treten auch reichlich allseitig gerichtete Wände auf, und die Elemente des Gewebes werden im ganzen annähernd isodiametrisch.

Der besonderen Konfiguration der sich teilenden Elemente um die Hartbastbündel wird später gedacht werden.

Radial-Teilungen, wie wir sie in den Rindenstrahlen und in der inneren Rinde beobachten, würden nach *Nägelis*[1]) Terminologie zu den passiven zu rechnen und als die Folge einer tangentialen Spannung zu betrachten sein, die durch das aktive Wachstum der inneren Gewebe verursacht wäre. Die Frage, ob diese Ansicht für die Wachstumsvorgänge in unserem Kissen berechtigt sei oder nicht, soll später berührt werden.

1) *Nägeli, C.*, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Viertes Heft. Leipzig 1868. S. 22. — *Kny, L.*, Jahrbücher f. w. Bot. Bd. 37. Leipzig 1902. S. 55 ff.

An den eben beschriebenen Körper schliessen sich nun die mehr anomal gebauten, zunächst der, in dem das Cambium im Innern des Körpers eine tiefe Falte bildet. Das Meristem entsteht entweder im Anschlusse an das normale äussere der Bündel in den sich streckenden und teilenden Zellen des Strahlengewebes an den Gefässteilen und setzt sich von da aus über die primären Gefässgruppen hin fort, oder seine Anlage beginnt vom äusseren Cambium aus und gleichzeitig und unabhängig von diesem über den Gefässgruppen an einem oder mehreren Orten; in diesem Falle vereinigen sich die Platten erst später zu einer geschlossenen Falte. Die Teilungsvorgänge im Innern sind verschieden. Im einen Falle wachsen die den innersten Gefässen unmittelbar angrenzenden Elemente stark in die Länge und beginnen dann sich zu teilen (Taf. VIII, Fig. 11); im andern gehen nicht nur die innerhalb der innersten Gefässe, sondern auch die zwischen diesen liegenden dünnwandigen Elemente in Teilung über (Taf. VII, Fig. 19). Das Cambium entsteht gewöhnlich am zuerst genannten Orte, d. h. innerhalb der ältesten Gefässe; doch kommt es auch vor, dass es sich zwischen diesen bildet, den primären Gefässteil also durchschneidet. Dann gewahrt man die beim ersten Anblick befremdende Tatsache, dass auf beiden Seiten der Cambium-Zone Gefässe liegen. Dieses Verhalten ist jedoch das weniger häufig beobachtete.

Wie vor kurzem angegeben, werden in manchen Fällen von der grossen Cambium-Falte aus noch kleine zwischen die Gefässstränge hinein gebildet. Natürlich kann dies nur in Körpern geschehen, die im zentralen Teile und im Zwischenstranggewebe beträchtlich wachsen. In den breiten Strahlen setzt sich nun die Cambium-Bildung von innen nach aussen an den Bündeln hin fort, die Streifen vereinigen sich in grösserer oder geringerer Tiefe und es ist damit die Einfaltung hergestellt. Daneben kommt es vor, dass die Streifen sich nicht vereinigen, an den Bündeln also blind endigende Cambium-Platten vorhanden sind. Zum Ueberfluss sei noch bemerkt, dass diese auch nur an einer Seite eines Bündels erzeugt werden können.

Der obere Teil eines Bogens um eine primäre Gefässreihe ist in Figur 2, Tafel IX wiedergegeben; er läuft durch den Gefässteil und trennt die innersten Gefässe von den dazu gehörigen äusseren ab. An drei Orten sieht man in ihm die ersten Wände, welche die Bildung von Phloemzellen einleiten. Er umschliesst hier ausser den Gefässen das diese umgebende kleinzellige; etwas derbwandige Gewebe. Zu beiden

Seiten dieses Bogens waren um die benachbarten Gefässreihen ähnliche Bildungen entstanden, die dicht an den unsere Zeichnung begrenzenden Zellen verliefen.

In dem eben beschriebenen Beispiele war das Cambium in einiger Entfernung von den Gefässen erzeugt worden; es kann aber auch aus den den Gefässen unmittelbar angrenzenden Zellen hervorgehen. Diese Entstehung lehrt Figur 1 auf Tafel IX, die eine Gefässgruppe mit dem daran grenzenden Teile eines Strahles vorführt. In seinen beträchtlich gewachsenen Zellen, deren ursprüngliche Umrisse sich noch verfolgen lassen, sind in etwas unregelmässiger Weise Wände entstanden, die zur Bildung eines Phloemteiles führen; die ersten Siebröhren lassen sich schon deutlich erkennen. Das Cambium besteht hier nur aus zwei Wänden und die Zellen des Siebteiles treten dicht an die Gefässe heran. Aehnlich ist das in Figur 7, Tafel VIII dargestellte Beispiel, doch ist hier die Cambial-Zone breiter.

Ueberblickt man die besprochenen Cambium-Falten, -Bögen und -Platten, so ergibt sich, dass der Ort ihrer Produkte durch die Gefässe bestimmt wird, um die sich das Meristem bildet; den Gefässen gegenüber entsteht das Phloem; durch sie wird das Aussen und Innen am Cambium angegeben, mag dessen Verlauf sein, wie er will. Diese Regel gilt aber nur soweit, als die Bündel, an denen die Neubildungen stattfinden, collateral gebaut sind.

Wir gelangen nun zu einer weiteren wichtigen Tatsache. Sobald die Strahlen im Gefässteile der Körper einige Breite erlangt haben, entstehen in ihnen, und zwar in den primären sowohl wie in den sekundären, neue Bündel; sie bilden sich ferner in den zartwandigen Zellen, die zwischen den radial aufeinander folgenden Gefässen liegen. Die Bündel bleiben bald klein, bald erlangen sie mehr oder minder grossen Umfang. In ihrem Bau gleichen sie kleinen Bündeln im Marke der Knolle. Sie bestehen hauptsächlich aus den Zellenformen des Weichbastes, aus Siebröhren, Geleitzellen und Cambiform; die Mitte wird von Elementen eingenommen, deren Wände unregelmässig verdickt sind und gelbliche Farbe haben. Zwischen diesen liegen stets die Reste kollabierter Zellen mit ebenfalls unregelmässig verdickten, gelb oder bräunlich gefärbten Wänden. Unsere Figur 13 auf Tafel VIII führt eine solche Gruppe vor Augen; Figur 3, Tafel IX die leicht kenntlichen Formen des Siebteiles, wie sie am Umfange des Bündels vorkommen.

In ganz kleinen Strängen findet man an der äusseren Grenze kein Cambium; in etwas grösseren wird es gebildet, aber meist nur einseitig, so dass sie kollateral zu sein scheinen; in grossen endlich tritt es am ganzen Umfange auf, ein Umstand, aus dem sich ihre konzentrische Natur deutlich ergibt. Hier und da, im ganzen aber nur selten, beobachtet man ein Gefäss ausserhalb des Cambiums.

Die Zahl dieser Bündel in einem Körper ist sehr ungleich; sie nimmt im allgemeinen mit seiner Grösse zu, doch besteht keineswegs ein gerades Verhältnis zwischen dem Umfang der Körper und der Zahl der Bündel. Der kleine Körper Figur 9, Tafel VIII zählt 7, der Körper Figur 4, Tafel IX 22, der in Figur 12, Tafel VIII wiedergegebene 32 Bündel; sie wurden überall durch kleine Kreise angedeutet. In andern Fällen ist deren Zahl noch beträchtlicher.

Die Einzelheiten der Entwickelung der Bündel wurden nicht verfolgt, doch liess sich feststellen, dass ihre Bildung durch eine Gruppe rasch aufeinanderfolgender Teilungen eingeleitet wird, und dass in dem dadurch entstehenden verhältnismässig kleinzelligen Gewebe Siebröhren und Geleitzellen als erste Dauer-Elemente auftreten. Man vergleiche Figur 27, Tafel VII, die die Anlage eines Bündels in einem Strahl, und Figur 8, Tafel IX, welche ein junges Bündel zwischen zwei Gefässgruppen einer Reihe darstellt. In diesem sieht man schon die ersten kleinen Siebröhren und Geleitzellen.

Noch weiter als alle bisher beschriebenen weichen die Gruppen von den normalen ab, in denen sich, wie früher angegeben, jeder Strang mit Cambium umgibt und zu einem eigenen kleinen Körper gestaltet. Am leichtesten geschieht dies, wenn das Wachstum der Körper sehr stark ist; es kann aber auch bei solchen mit geringerer Entwickelung vorkommen. Beispiele der ersteren Art zeigen Figur 17, Tafel VI und Figur 18, Tafel VII; einen Fall der zweiten die links gelegene Bündelgruppe in Figur 24 auf Tafel VI. Die Entwickelung geht hier entweder — und dies ist, soweit beobachtet, das häufigere Vorkommen — so vor sich, dass die Stränge durch kräftiges Wachstum der Strahlen von einander entfernt, dass die interfaszikularen Cambium-Brücken durch grosszelliges, dünnwandiges Gewebe ersetzt werden, dass dann von den primären Streifen aus die Cambium-Bildung sich auf beiden Seiten des Bündels nach innen fortsetzt, und dass endlich die Streifen sich über den primären Gefässen zu einem völligen Ringe schliessen.

Oder es beginnt die Cambium-Bildung auf der Innenseite der Bündel, über den Gefässen, greift von da auf die beiden Seiten über und endet an den primären Cambium-Streifen. Im ersten Falle setzt sich jedoch das Meristem zuweilen nicht bis ganz über die ältesten Gefässe fort; dann bleibt das Bündel nach innen offen. In sehr umfangreichen Körpern entstehen endlich im zentralen Teile noch neue Stränge, und zwar nicht nur kleine, bloss mit Weichbast und Cambium ausgestattete, sondern auch grössere, reichlich mit Gefässen versehene. Alle diese gehören der konzentrischen Grundform an, und es tritt an den mit Gefässen versehenen die Aehnlichkeit mit den markständigen Strängen der Knolle noch deutlicher hervor, als an den bloss aus Weichbast und Cambium bestehenden. Einen Körper mit solchen Bündeln stellt unsere Figur 17, Tafel VI dar. Er besteht aus 10 Bündeln, die eben in den allgemeinen Holzkörper eintreten wollen, darunter 6 grossen. Innerhalb dieser Stränge, vor der Ausbuchtung des allgemeinen Ringes, liegen 17 konzentrische Bündel, denen Gefässe fehlen. Zu allen diesen Bildungen kommen noch vier seitliche Körper.

Sehr eigentümlich sind die in Figur 18, Tafel VII dargestellten Verhältnisse. Der mediane Körper weist 7 Stränge auf, deren innere vor der Einordnung in den allgemeinen Ring seitlich ausweichen. Im Innern des Körpers sind zwei grössere, mit Gefässen versehene, zusammenhängende und zwei kleinere ohne Gefässe entstanden, jene schon stark geneigt verlaufend. Um den inneren Komplex von Bündeln ist hier endlich eine Cambium-Zone erzeugt worden, die reichlich Weichbast gebildet hat.

Die zuletzt beschriebenen Beispiele gehören zu den verwickeltsten, die überhaupt vorkommen. Noch mancherlei Abweichungen und Einzelheiten wurden beobachtet, doch ordneten sie sich im wesentlichen der beschriebenen Formenreihe ein, und wir glauben uns daher auf das Mitgeteilte beschränken zu dürfen.

Es ist nun noch einmal auf die elementaren Bestandteile der Bündel und des übrigen Gewebes zurückzukommen.

Das starke Wachstum der Bündelkörper in allen ihren Teilen, die bogenförmige Krümmung nach aussen, hat, wie ohne weiteres einleuchtet, eine Dehnung des primären Gefässteiles zur Folge. Da die Gefässe mit Tüpfeln oder mit netzförmiger Wandverdickung nicht mehr wachsen können, so werden sie zerrissen und zerdrückt; ihre Wände nehmen

gelbe oder braune Farbe an. Jeder radiale Längenschnitt lässt diesen Vorgang deutlich erkennen.

Die während des raschen Wachstums des Körpers entstehenden Gefässe sind von der früher angegebenen Gestalt, Struktur und meist von verhältnismässig beträchtlicher Länge. Anders die später erzeugten. Sie bleiben kurz, zeigen häufig leichte wellenförmige Biegungen, ihre Querwände werden oft stärker geneigt, so dass die einzelnen Elemente mit lang zugespitzten Enden übereinander greifen (Taf. VII, Fig. 9). Hier und da treten auch stumpfe oder spitze, selbst dornartige seitliche Fortsätze auf, wie man sie an normalen Gefässen nicht wahrnimmt (Taf. V, Fig. 17). Die zuletzt, gegen den Schluss des Kissenwachstums, erzeugten endlich haben oft fast parenchymatische Gestalt, dabei fällt auf, dass an manchen Orten, besonders in den horizontal verlaufenden Verbindungssträngen, ihr Querdurchmesser den Längendurchmesser übertreffen kann. An solchen Stellen unterbleibt häufig die Durchbrechung der Querwände, sodass die Reihen dann aus kurzen Tracheiden mit der Wandausbildung der Gefässe bestehen. — An den beschriebenen Fortsätzen der Gefässe sieht man deutlich, dass der Einfluss der Ursachen, die die Gestaltveränderungen der Rindenzellen bewirken, sich auch auf die Gefässe erstreckt. Dass die diesen angrenzenden dünnwandigen Zellen entsprechend kurz bleiben, braucht kaum noch gesagt zu werden. Ebenso erreichen die Elemente des Weichbastes in den kleinen, zwischen den Gefässen und in den Strahlen entstandenen konzentrischen Bündeln nur sehr geringe Länge.

Auch des Baues der Parenchym-Strahlen ist hier noch zu gedenken. Ihre meist tangential verlängerten Elemente bilden bald ein geschlossenes Gewebe mit nur kleinen Interzellularen, bald ist das Gewebe lockerer und es entstehen Interzellularen von einigem Umfang, wobei ganze Zellenreihen auseinander weichen können. Einen derart gebauten schmalen Strahl zeigt Figur 15 auf Tafel VIII.

Wir haben bisher die Bast-Produkte sowohl des schon bei Beginn des Versuches vorhandenen, des primären Cambiums, als der sekundär gebildeten Streifen, Ringe und Falten nur flüchtig beachtet. Ihnen wenden wir uns jetzt zu.

Wie die vergleichende Betrachtung lehrt, ist der von den primären grösseren Cambium-Streifen erzeugte Weichbast beträchtlich stärker entwickelt, als der eines normalen Bündels; er kann den doppelten und

selbst noch grösseren radialen Durchmesser dessen erlangen, den er dort erreicht. Seiner elementaren Zusammensetzung nach unterscheidet er sich nicht vom normalen, nur bleiben seine Elemente, besonders die zuletzt entstehenden, kürzer, als die in diesem erzeugten. Die Zellen der inneren Region sind zartwandig, die der äusseren verdicken gewöhnlich ihre Wände in unregelmässig collenchymatischer Weise und nehmen dabei oft gelbliche Farbe an. An sie schliessen sich radial geordnete Gruppen collenchymatisch ausgebildeter mässig langer Elemente, die durch mehr oder minder breite Parenchym-Strahlen getrennt sind.

In Körpern von geringem Umfang verlaufen diese Streifen collenchymatisch gebauter Zellen bis zu den Hartbastbündeln und bilden meist auf diese konvergierende Linien. Da die Hartbastfasern selbst nicht am Wachstum teilnehmen können, so müssen die sie umgebenden, vor allen die auf ihren tangentialen Seiten gelegenen, Zellen sich um so lebhafter teilen. Es entstehen daher charakteristische, um die Bastbündel als Mittelpunkte geordnete Reihen, in denen sich das Wachstumsgesetz deutlich ausspricht.

In grossen Körpern werden die Verhältnisse ungleich verwickelter und bereiten der Untersuchung oft grosse Schwierigkeiten. Es teilen sich die Elemente der auf der Innenseite der Hartbastbündel gelegenen Gewebe-Zone durch tangentiale und, der Ausdehnung des Ganzen entsprechend, durch zahlreiche radiale Wände, so dass selbst in der bezeichneten Bast-Region ein mehr oder minder mächtiger Parenchym-Mantel entsteht, der nach innen in die Baststrahlen, nach aussen in das Parenchym der inneren Rinde übergeht, hier wie dort keine scharfen Grenzen zeigend, und dessen Ursprung sich kaum feststellen lassen würde, wenn nicht die Hartbastbündel Aufschluss gäben.

Was nun diese Bündel selbst anlangt, so vermögen sie, wie ohne weiteres einleuchtet, wegen ihrer peripherischen Lage der Ausdehnung des Körpers noch weniger zu folgen, wie die Gefässe des Holzteiles. Sie werden, wie jene, der Länge nach gedehnt und die Fasern dann von einander getrennt, wobei sie, soweit unsere Beobachtungen reichen, niemals zerreissen. In die durch einen Riss entstandene Lücke wölben sich die angrenzenden Parenchym-Zellen vor, füllen sie aus und verwachsen so vollständig miteinander, dass man später keine Grenzlinie mehr wahrnimmt. Die Wände solcher der Länge nach aus dem Zusammenhange gelösten Elemente behalten ihre weissliche oder gelbliche Farbe bei und machen meistens den Eindruck, als seien sie wohl erhalten.

Die Bastzellen haben also nicht nur die Fähigkeit, sich der Länge nach in den Mittel-Lamellen ihrer Wände von einander zu trennen, wie im Bastringe des Stammes der Boussingaultia oder der Aristolochia, sondern es kann sich dieser Vorgang auch, wie unser neues Beispiel lehrt, in den Querwänden vollziehen.

Damit gelangen wir schliesslich zu demjenigen Elemente, das vor allen andern unser Interesse wachruft. In allen grossen Gefässkörpern finden sich in der äusseren Zone des Weichbastes und teilweise auch in der innersten Rinde eigentümliche Idioblasten. Sie haben teils die Eigenschaften echter kurzer oder mittellanger Bastzellen (Taf. VI, Fig. 18; Taf. VII, Fig. 24, 10, 12, 14 und 15), teils sind sie von parenchymatischer Gestalt (Taf. VI, Fig. 8 und 9). Zwischen beiden gibt es eine fliessende Reihe von Uebergängen. Bei manchen unter den langen Formen lässt sich bestimmt erkennen, dass sie aus parenchymatischen Elementen hervorgegangen sind (Taf. VII, Fig. 15); andere lassen ebenso bestimmt wahrnehmen, dass ihnen die prosenchymatische Form von Beginn an eigen war (Taf. VII, Fig. 10). Ihre Wände sind ungleich verdickt, die einen mässig stark, die andern kräftiger, häufig bis zum Verschwinden des Lumens, wie die echter Bastzellen; sie führen reichlich einfache Tüpfel. Am meisten fällt ihre Gestalt auf. Sie ist seltener einfach (Taf. VII, Fig. 12), gewöhnlich unregelmässig, mit kurzen oder langen Auswüchsen der mannigfaltigsten Art versehen. Die beim Sklerenchym der Rinde vorkommenden abweichenden Gestalten werden hier fast noch überboten. Die Fortsätze sind bald spitz, bald stumpf, bald einfach, bald verzweigt. Man betrachte die Figuren 10, 14, 15 auf Tafel VII, die sämtlich nach mazeriertem Material gezeichnet wurden. Im ganzen dürften sie zu den seltsamsten Zellenformen gehören, die überhaupt in Geweben vorkommen. Ihr Verhalten darin, ihr Verlauf zwischen den dünnwandigen Elementen erhellt aus den Figuren 1 und 3 auf Tafel VIII. Man sieht, wie ihre Fortsätze mit den Spitzen die Wände der angrenzenden Zellen in ihre Lamellen spalten und zwischen diesen hinwachsen. Oft gleichen sie völlig derbwandigen Hyphen, die gewissermassen im Gewebe hinkriechen (Taf. VIII, Fig. 6, 14).

Sie liegen entweder einzeln, oder bilden kleinere oder grössere Gruppen. In diesen wird die Mitte meist von längeren Formen, von eigentlichen Bastzellen, eingenommen (Taf. VI, Fig. 13, 16, 22), der Umfang dagegen von kürzeren, vielgestaltigen gebildet, deren Fortsätze ringsum Fangarmen gleich in das umgebende Gewebe eindringen (Taf. VI,

Fig. 8, 29, ferner die dünnwandigeren Elemente Fig. 3 und 5).

Je nach dem Verlaufe der Bündel trifft der Querschnitt durch das Organ die Idioblasten bald ebenfalls im Querschnitt, bald legt er grössere Teile davon bloss, und ähnlich verhält es sich mit dem Längenschnitt. Man vergleiche die Figuren 3, 6 und 14 auf Tafel VIII.

Von den mancherlei seltsamen Gestalten, denen man im mazerierten Material begegnet, sei hier noch zweier gedacht, die in den Figuren 1 und 25 auf Tafel VI dargestellt sind. Beide entstammen ebenfalls der inneren Rinde. Die zweite, offenbar eine Bastzelle, hat ausser kurzen einen langen, mit kleinen Auswüchsen versehenen fadenförmigen Ast gebildet, der weit im Gewebe hingewachsen war. Die erste, auch wohl als Bastzelle zu bezeichnende Form ist ebenfalls mit höchst eigentümlichen Sprossungen versehen. Beide zählen zu den abweichendsten Formen, die beobachtet wurden.

Es leuchtet ohne weiteres ein, dass das Eindringen der Fortsätze zwischen die Nachbarzellen nur durch „gleitendes" Wachstum geschehen kann, das, wie man alsbald sieht, in unseren Kissen, wie in Wundgewebe und an anderen Orten in der Pflanze überhaupt von grosser Verbreitung ist.

Wie erwähnt, treten die Idioblasten hauptsächlich in der äusseren Zone des Weichbastes, daneben in der innersten Rinde auf, Regionen, zwischen denen an manchen Orten, wie früher erwähnt, keine scharfe Grenze zu erkennen ist. Entstehen im Innern der Gefässkörper Cambium-Züge und -Falten mit den Elementen des Weichbastes, so bilden sich an deren äusserer Grenze auch Idioblasten. Doch kann man als Regel aussprechen, dass sie hier nur einzeln oder in kleinen Gruppen vorkommen, und zwar hauptsächlich die kleinen und die zarten gestreckten Formen (Taf. VI, Fig. 9 und 18; Taf. VIII, Fig. 3). Die grösseren Gruppen mit den kräftigen Bastzellen dagegen finden sich an der Grenze der Bündel und in der innersten Rinde. Diese Orte ihres Vorkommens zeigen deutlich, dass die Idioblasten als Bastzellen zu betrachten sind, mögen viele von ihnen in der Form auch noch so sehr vom gewöhnlichen Bast abweichen. Dafür sprechen besonders auch noch der Bau und die Stärke der Wand, die denen echter Bastfasern durchaus gleichen.

Im Weichbast der Bündel aller übrigen Teile der Pflanzen kommen diese Gestalten nicht vor, auch nicht, was besonders hervorzuheben ist, im normalen Blattkissen. Sie sind beschränkt auf das anomale Kissen und können als dessen besonderer Bestandteil bezeichnet werden.

Der Achselspross.

Unsere bisher gegebenen Ausführungen bezogen sich auf die Körper, in denen der Achselspross an der Ausbildung ihrer Masse wenig beteiligt ist. Es sei jetzt noch ein Blick auf die Formen geworfen, deren Achselsprossgrund sich stärker entwickelt und zur Gestaltung des Ganzen wesentlich beiträgt. Wie früher gesagt, finden sie sich besonders im oberen Teile unserer Objekte und in den ausgebildeten Fällen lässt schon die äussere Form auf den Bau im Innern schliessen. Von vornherein darf man ferner auf Grund des äusseren Anblickes erwarten, dass je nach der Stärke der Spross-Basis ihr Anteil am Wachstum des Körpers verschieden ist, eine Vermutung, die durch die vergleichende Untersuchung bestätigt wird. Ein Beispiel eines Körpers mit starkem Sprossgrunde zeigt Figur 3, Tafel XVI, ein anderes Figur 2, Tafel XVI, ein minder ausgebildetes Figur 2, Tafel XV.

In der Entwickelung des Gefässkörpers des Sprossgrundes lassen sich zwei Fälle unterscheiden. Im ersten erreicht sein Mark beträchtlichen Umfang, die Tätigkeit des Cambiums im Gefässteile ist gering oder nur mässig (Taf. VII, Fig. 26). Im zweiten wächst das Mark nicht oder nur wenig, das Cambium aber erzeugt reichlich Produkte (Taf. VI, Fig. 24; Taf. IX, Fig. 12). Jenes Verhalten trifft man oft, jedoch nicht immer, dann, wenn sich der Sprossgrund stark dehnt; dieses, wenn er sich schwächer ausbildet. Die Verschiedenheit im Wachstum selbst hängt erstens davon ab, ob der Holzkörper des Achselsprosses zur Zeit der Operation viel oder wenig feste Dauer-Elemente erzeugt hatte; zweitens wird sie durch unbekannte Ursachen bewirkt, auf Grund deren anomales Wachstum oft nicht in konstanter Bahn verläuft. Die Untersuchung der Körper führt daher sehr verschiedene Bilder vor Augen. Nur ein paar Fälle aus der Reihe sollen hier erörtert werden.

Als erstes Beispiel wählen wir den in Figur 2, Tafel XV gezeichneten, oben dünnen, unten knollenartig angeschwollenen Sprossgrund.

Im oberen Teile ist der Jugendzustand aus der Zeit der Operation fast unverändert erhalten. Das Mark besteht aus isodiametrischen, gleichmässig zartwandigen Zellen, nur die der Markkrone haben derbere Membranen. Das Bündelgewebe ist ganz jugendlich; seine Elemente sind sehr klein, ihre Wände zart. An die primären Gefässe in den vorspringenden Teilen schliesst sich in jedem Strange eine kurze Reihe von etwas weiteren, die offenbar erst nachträglich entstanden sind; Holz-

zellen fehlen. Es folgt das engzellige Cambium als geschlossener Ring und in den Bündeln je ein schwacher Siebteil. Der Hartbast ist schon entwickelt; seine Zellengruppen sind nicht gross, ihre Wände noch weiss, von der Farbe der Zellulose, aber über den Collenchym-Zustand hinaus. In der Rinde haben auch die inneren Zellen noch runde Form.

Wir übergehen nun die Reihe der nächsten Schnitte, die zeigen, wie der Körper allmählich wächst und wenden uns alsbald zu dem Bilde, das der knollenartige Teil darbietet.

Das Mark hat durch Volum-Zunahme seiner Zellen beträchtlich an Umfang gewonnen; Teilungen sind aber nicht vorgekommen, und die Form der Zellen ist unverändert geblieben. Die Elemente um die primären Gefässe haben ihre Wände etwas verdickt. Die Zahl der kurzen Gefässe ist um ein geringes gewachsen. Das Cambium ist lebhaft tätig gewesen und hat, anstatt des Holzes, einen Mantel zartwandigen Gewebes erzeugt, dessen Zellen radial verlängert sind und zwischen denen sich reichlich kleine Intercellularen finden (Taf. IX, Fig. 12). Der Durchmesser des Mantels beträgt 6—8, stellenweise noch mehr Zellen; er zeigt alle Eigenschaften eines Speichergewebes. Auf seiner Aussenseite hat das Cambium Weichbast gebildet und zwar nicht bloss in den Bündeln, sondern auch dazwischen, so dass ein fast zusammenhängender und dazu verhältnismässig breiter Ring dieses Gewebes entstanden ist. Die gesamte Weichbastmasse übertrifft die des normalen Zweiges um ein Bedeutendes. An der Grenze des Weichbastes liegen hier und da parenchymatische Sklerenchym-Zellen, die mit kleinen Auswüchsen versehen sind. Ueberraschend ist, dass die primären Hartbastzellen ihre Wände teilweise weiter, sogar sehr stark, bis zum Verschwinden des Lumens, verdickt haben. Die Zellen der inneren Rinde sind stark gewachsen, in tangentialer Richtung verlängert und durch zahlreiche radiale Wände geteilt. Ebenso beschaffen ist die mittlere und die äussere Rinde. In jener sind die Wände collenchymatisch verdickt, manche Elemente schon in Sklerenchym verwandelt. Die äussere Rinde stellt einen Mantel kleinzelligen, chlorophyllführenden, an Intercellularen reichen Gewebes dar, dem Schwammgewebe der Blätter vergleichbar; der Mantel ist jedoch nicht vollständig, sondern stellenweise durch Gruppen grösserer Zellen mit collenchymatischer Wandausbildung unterbrochen.

So der Bau des bezeichneten Sprossgrundes. Vergleichen wir damit nun ein zweites Beispiel, in welchem die Spross-Basis ebenfalls knollenartig verdickt war.

Hier ist das Mark grösser. Seine Zellen sind nicht isodiametrisch, sondern verlängert, so zwar, dass der Längendurchmesser das drei- bis vier-, selbst das fünf- bis sechsfache des Querdurchmessers betragen kann. Sie bilden Reihen, die mannigfach gewunden sind, der Mehrzahl nach aber radial verlaufen. Man erhält den Eindruck, als ob sie sich nach aussen hätten stärker verlängern wollen, als der Raum gestattete, und dass daher die Windungen entstanden seien. Die Zellen der Markkrone zwischen den Bündeln sind meist tangential gestreckt. Das Cambium hat auch hier auf seiner Innenseite einen Parenchym-Mantel erzeugt, der aber nur 2—4 Zellenlagen stark ist. Der Weichbastring ist weniger kräftig, das Strahlengewebe breiter als im vorigen Falle. An der Aussenseite der Weichbastzone findet sich eine zwar vielfach unterbrochene, aber im ganzen doch starke Schicht von Sklerenchym-Zellen, von denen sich ein grosser Teil in tangentialer Richtung, also entsprechend dem stärksten Wachstum des Körpers, verlängert hat. Sie zeigen, besonders die längeren, alle Eigenschaften der Idioblasten, bilden einfache oder verzweigte Fortsätze, die zwischen den Nachbarzellen hinwachsen. Man vergleiche Figur 5, Tafel XI, auf der vier solcher Zellen, drei kurze und eine längere, dargestellt sind; an dieser besonders sieht man einen langen Fortsatz mit seitlichen Auswüchsen. Auch hier haben die Bastzellen ihre Wände sehr stark verdickt. Die Rinde ist der Ausdehnung des Innern entsprechend kräftig gewachsen und mit zahlreichen Sklerenchym-Zellen versehen.

In einem dritten Beispiele sind die Verhältnisse ähnlich wie im ersten, und nur dadurch abweichend, dass sich in der Nähe der primären Gefässe kleine Gruppen von Holzzellen gebildet haben, die im Querschnitt grösser sind, als die normalen Formen. In welcher Zeit sie angelegt worden, liess sich nicht ermitteln.

Als viertes Beispiel sei ein Körper genannt, der wieder auf seinem ganzen Querschnitt stark gewachsen war und bei dem sich nicht nur die Rinden-, sondern auch die Markzellen reichlich geteilt hatten. Dabei waren im Marke (Taf. IX, Fig. 7) und in der mittleren Rinden-Region (Taf. IX, Fig. 13) die Umrisse der ursprünglichen Mutterzellen erhalten geblieben und an der Dicke der Wände leicht kenntlich. Die in ihnen entstandenen jungen Wände sind meist gebogen und teilweise von anomalem Verlauf. An der gezeichneten Rindenzelle fällt auf, dass allein das mittlere Element sklerenchymatisch geworden ist.

Die Beschreibung weiterer Beispiele darf unterlassen werden. Doch

ist noch zu erwähnen, dass die Markbündel, die in der tiefsten Region der Achselsprosse auftreten, durch ihre Beschaffenheit verraten, dass auch sie, wie das umgebende Gewebe, an Umfang zugenommen haben. Die vorhin beschriebenen Schnitte reichten nur an einem von den vier Beispielen bis zu der Tiefe hinab, in der sie aufzutreten pflegen.

Was endlich den Inhalt der Gewebe anlangt, so sind die innere Rinde, das Strahlengewebe, der vom Cambium erzeugte Parenchym-Mantel, sowie das ganze Mark reichlich mit Stärke versehen. Eiweiss findet sich wieder an den gewohnten Orten, im Weichbast des Bündelringes und in den Markbündeln.

Das Blatt.

Nach der Untersuchung des Kissens und Achselsprosses bleibt uns noch übrig, das Blatt vergleichend zu betrachten.

Wie im experimentellen Teile ausgeführt wurde, vergrössert es sich im Umfang, ganz besonders aber in die Dicke. Von der Veränderung im Parenchym der Fläche geben die Figuren 1 und 3 auf Tafel XI eine Anschauung; die erste stellt den normalen, die zweite den anomalen Querschnitt dar. Der Durchmesser des ersten ist um mehr als das $2^1/_2$fache gewachsen. Besonders ist daran das Pallisaden-Parenchym beteiligt. Während sich im normalen Blatte der Durchmesser der drei oberen Zellenlagen zu dem der darunter gelegenen Schichten — die Epidermis nicht mitgerechnet — annähernd verhält wie 3:5, ist das Verhältnis im anomalen ungefähr wie 4:3 geworden. Das Wachstum beruht der Hauptsache nach auf Volum-Zunahme der Zellen, doch kommen in den sich dehnenden Pallisaden-Zellen auch vereinzelt Teilungen vor. Mit der Zunahme des Parenchyms geht eine Vergrösserung der Bündel Hand in Hand, die aber, da sie mit keiner wesentlichen inneren Veränderung verbunden ist, nicht besprochen zu werden braucht. Erwähnt sei nur noch, dass die Parenchym-Zellen der Unter- und Oberseite des Hauptnerven an manchen Orten gruppenweise sich in die Länge strecken und mehr oder weniger lange Schläuche bilden.

Wie die Fläche, so wächst auch der Stiel in fast allen seinen Elementen, und es strecken sich auch in ihm örtlich Gruppen von Parenchym-Zellen, wie im Blattnerven; auf die Beschreibung aller Einzelheiten aber dürfen wir verzichten, und uns auf eine kurze Betrachtung seiner Ansatzstelle am Kissen beschränken. Sie wird von der starken Entwickelung des Kissens mit ergriffen und verbreitert sich daher sehr

beträchtlich, nimmt aber in kurzer Entfernung von der Basis rasch an Umfang ab (s. die Fig. 6, 9 und 11 auf Taf. XVI). Zunächst äussert sich das Wachstum in einer Vergrösserung aller parenchymatischen Elemente, der später Teilungen folgen. Dicht über der Ansatzstelle sind diese sehr lebhaft, und es haben die jungen Wände zwar überwiegend radialen, in der Mitte des Organs aber auch tangentialen Verlauf. Die Teilungs-Zone ist jedoch nur von geringer Länge; über ihr beschränkt sich das Wachstum auf Volum-Zunahme der Zellen. Diese tritt am stärksten an den äusseren Enden der Flügel auf. Hier verlängern sich die Parenchym-Zellen, wie an den genannten Orten, oft in auffallender Weise, zu langen Schläuchen, die in weiten oder engen Bögen gewundene Züge bilden. Die dabei entstehenden Bilder sind den im Mark der Achselsprosse auftretenden sehr ähnlich, und es ist nicht zu bezweifeln, dass die gleichen Vorgänge an den verschiedenen Orten auf denselben Ursachen beruhen. — Auch die Bündel beteiligen sich an dem Wachstum der Blatt-Basis. Das collenchymatische Gewebe in ihrem Innern und am Umfange, ferner das Gewebe der Strahlen vergrössern ihre Zellen; infolge der Tätigkeit des Cambiums nimmt der Durchmesser des Bündels zu. An der Grenze des Bastes sieht man vereinzelt Sklerenchym-Zellen auftreten.

Die organischen Reserve-Stoffe.

Bisher war unsere Untersuchung des Blattkissens lediglich auf seinen Bau gerichtet. Wir haben nun noch einen Blick auf den Inhalt der Gewebe zu werfen. Am Beginn dieses Abschnittes wurde auf den reichen Gehalt des Stammes der anomalen Pflanze an Reserve-Stoffen, vor allem an Stärke und Eiweiss, hingewiesen. Unsere Erwartung, dass das Kissen darin dem Stamme ähnlich sei, wird durchaus bestätigt. Untersucht man die im Wachstum begriffenen und eben ausgebildeten Körper, so findet man Stärke, und zwar meist in feinkörniger Gestalt, im inneren Teile der Rinde, in den dünnwandigen Zellen ausserhalb, innerhalb der Bündelkörper und zwischen ihnen; sie tritt hier bald in grosser, bald in mässiger Menge auf. In der äusseren Rinde wird sie im ganzen weniger abgelagert, doch kann auch hier das ganze Gewebe damit versehen sein, oder es kommen nur Zellengruppen mit dichter Füllung vor; auf die Dicke der Zellenwände, ob sie sklerenchymatisch oder von gewöhnlicher Stärke sind, kommt es dabei nicht an. Regelmässig und reichlich trifft man Stärke in den Parenchym-Strahlen der Gefässkörper

und in dem Markgewebe der grossen Bündel-Komplexe. Auf Jodzusatz färben sich daher diese Regionen mehr oder weniger lebhaft bis dunkel blau.

Nicht zu übersehen ist die Tatsache, dass neben der Stärke noch ein weiteres Kohlenhydrat erzeugt wird: das Inulin. Man findet es in den Kissen, ebenso in den Blattstielen und Stammstücken, die längere Zeit in Alkohol gelegen haben, in Gestalt der bekannten Sphärokristalle, die hier neben solchen von Calciumphosphat auftreten und deren Verbreitung alsbald näher angegeben werden soll. Dass die Sphärite teilweise aus Inulin bestehen, geht aus den Reaktionen, von denen man besonders die von *Molisch* beschriebenen anwandte, deutlich hervor. Wurden Schnitte durch Sphärite enthaltendes Gewebe mit 10%iger alkoholischer α-Naphthol-Lösung betupft und dann nach Zusatz von Schwefelsäure erwärmt, so entstand eine intensive Violettfärbung. — Benutzte man dagegen statt des Naphthols Thymol, so färbte sich die Substanz rot.

Es treten hier demnach die beiden Kohlenhydrate neben einander auf. In welcher physiologischen Beziehung sie zu einander stehen mögen, wurde nicht verfolgt.

Eiweissverbindungen werden hauptsächlich in den stark entwickelten Siebteilen der Bündelkörper abgelagert; man gewahrt hier den dichten grauen Inhalt, dessen wesentliche Zusammensetzung aus Eiweiss sich mit Hilfe der bekannten Reaktionen unschwer nachweisen lässt.

Der Gehalt an Nährsalzen.

Wenn man bedenkt, welche bedeutende Menge von Nährsalzen im Samen gespeichert wird und welchen grossen Umfang der Fruchtstand des Kohlrabi hat, so ist damit alsbald die Frage gegeben, wie sich unsere hypertrophischen Pflanzenteile hinsichtlich der Salze verhalten, ob die Störung des grossen Stroms der Nährstoffe ebenso eine Anhäufung der Salze zur Folge habe, wie der Stärke und der Eiweissstoffe. Schnitte durch die frischen Pflanzenteile geben darüber keine Auskunft, doch lässt der Zustand der Zellen nach der Uebertragung von Präparaten in Glyzerin schon einen reichen Salzgehalt vermuten.

Bestimmte Anhaltspunkte ergeben sich, wenn man Teile der Pflanze längere Zeit in Alkohol aufbewahrt und dann mikroskopische Präparate daraus herstellt. Diese gewähren einen überraschenden Anblick. Man sieht im Stamm, im Blattkissen, im Blattstiel und in der Fläche

Sphärokristalle und zwar meist in ausserordentlicher Menge. Sie finden sich in der Blattfläche im Pallisaden-Gewebe in kleiner Gestalt, meist zu mehreren in einer Zelle, ebenso im Schwamm-Parenchym, hier jedoch etwas weniger. In grösserer Form treten sie in der Mittelrippe auf der Aussenseite der Gefässbündel auf, hier so dicht, dass die Region auf dem Querschnitt schwarz gefärbt erscheint; ebenfalls, jedoch nicht ganz so reich daran ist das Parenchym der Oberseite, das von dem Halbmond der Bündel umschlossene Gewebe; auch sind sie an diesem Orte wieder kleiner. Auf der ganzen Länge des Stieles sieht man grosse Sphärite im Parenchym zwischen den Bündeln und auf deren Aussenseite. Ueberaus reich ist die verbreiterte Ansatzstelle des Stieles; hier hat jede Parenchym-Zelle einen Kristall, der sie fast ausfüllt. — Im Blattkissen treten sie hauptsächlich in dem Parenchym unter der Epidermis auf, bald sparsam, bald häufiger, oft sehr dicht. Zerstreut gewahrt man sie ferner in den übrigen Teilen der Rinde, in den gewöhnlichen Zellen und im Sklerenchym. Bevorzugt ist die nächste Umgebung der kleinen Bündelkörper, die oft mit schwarzen Mänteln umgeben sind; die Kristalle werden ferner in der Weichbast-Region gebildet, bald als kleine, bald als grosse, viele Zellen erfüllende Körper. — Sehr bedeutend ist der Gehalt des Achselsprosses an Sphäriten; sie liegen meist dicht in dem zartwandigen, kleinzelligen Gewebe unter der Epidermis; nicht ganz so häufig, aber auch noch sehr zahlreich, finden sie sich in der inneren Rinde; nur zerstreut dagegen im Weichbast der Bündel und im Marke. — Im ganzen weniger reich und dabei sehr ungleich ist die Menge der Kristalle im oberen Stammteile. Am häufigsten sieht man sie in der inneren Rinde, hier manchmal sogar als breite schwarze Streifen, minder häufig unter der Epidermis und im Weichbast und nur ganz zerstreut im Marke, überwiegend in dessen äusserem Teile.

Ihre grosse Zahl wirkt zunächst überraschend. Und doch bilden die in dem Alkohol-Material beobachteten Sphärite und übrigen Salze nur einen Teil der ursprünglich in den Objekten vorhandenen Menge; der andere wird an der Oberfläche der Organe ausgeschieden. Hat man diese in den Alkohol gelegt, so bildet sich nach einiger Zeit an der Oberfläche der Stengel und Blätter ein flockiger weisser Ueberzug, der beim Bewegen der Organe teilweise abfällt. Die Untersuchung dieser Massen zeigt, dass sie aus Sphäriten und den daneben im Innern des Körpers auftretenden Salzen bestehen. — Dieselbe Erscheinung

beobachtet man auch, was nicht zu übersehen ist, an Teilen der normalen Pflanze, die in Alkohol verbracht wurden.

So viel über die Verbreitung der Sphärite. Zu ihrem Aussehen ist zu bemerken, dass sie oft einen dichteren Kern erkennen lassen, um den sich aussen Nadeln in minder dichter Masse scharen. Sie bestehen zum Teil, wie erwähnt, aus Inulin, der Hauptsache nach aber aus Calcium-Phosphat. Behandelt man sie mit Schwefelsäure, so bilden sich alsbald die charakteristischen Gipsnadeln, teils im Gewebe, teils an dessen Oberfläche. Neben den Nadeln sieht man auch tafelförmig ausgebildete Kristalle, die wahrscheinlich ebenfalls aus Calciumsulfat bestehen (s. die Abbildung *Haushofers* in *Zimmermanns* Mikrotechnik, S. 64). Lässt man die Schwefelsäure auf nicht zu dünne, mit den schwarzen Massen von Sphäriten versehene Schnitte einwirken, so erhält man ein überraschendes Bild: das ganze Gewebe und die Umgebung füllen sich jetzt mit zahllosen Nadeln von der bekannten Form an.

Neben den Sphäriten beobachtet man, jedoch weniger zahlreich, kompakte Massen, die ebenfalls aus kleinen Kristallen, aber nicht aus den regelmässig geordneten Nadeln bestehen. An ihrer Bildung nehmen verschiedene Körper teil. Den Hauptbestandteil machen, wie sich aus den Reaktionen bestimmt folgern lässt, Calcium-Verbindungen aus. Setzt man Schwefelsäure zu, so entstehen reichlich Gipsnadeln, in den Zellen meist in kleinen Büscheln. — Unter den Nadeln finden sich schmale rhombische Tafeln, deren Form auf ihre Zusammensetzung aus Calciumsulfat hindeutet. Um einige Gewissheit darüber zu erlangen, wurden sie mit Platinchlorid behandelt, worauf die erwarteten Körnchen auftraten[1]). — Ohne Zweifel sind ferner in den Ballen Magnesium-Verbindungen enthalten. Führt man die Reaktion mit phosphorsaurem Natron und Chlorammonium aus, so entstehen die charakteristischen Kristalle des Ammonium-Magnesium-Phosphats[2]). Sie bilden sich reichlich in der Umgebung der Schnitte, vereinzelt auch in den Zellen.

Man darf bestimmt annehmen, dass in den Massen auch Natrium enthalten sei. Mikroreaktionen zu seinem Nachweise wurden jedoch aus alsbald anzugebendem Grunde nicht ausgeführt. Ausser den Sphäriten und den Kristallmassen beobachtet man endlich noch unregelmässig rundliche, zuweilen traubenförmig gestaltete Körper von gelblicher Farbe. Sie sind unlöslich in kaltem und heissem Wasser, ferner

1) S. *Zimmermann* S. 48.
2) Vergl. *Zimmermann* S. 52.

in Kali-Lösung. In Essigsäure werden sie bei längerem Liegen teilweise gelöst, teilweise bleiben sie erhalten. Aehnlich ist die Wirkung der Schwefelsäure.

Auf die weitere Untersuchung dieser Körper wurde verzichtet, da inzwischen von Herrn *Holthusen* [1]) auf meine Veranlassung eine genaue Analyse der Aschenbestandteile unserer Pflanze in Angriff genommen wurde.

B. Pflanzen ohne Knollen.

Der Wirsing.

1. Die normale Pflanze.

Nach der eingehenden Schilderung, die wir dem Kohlrabi gewidmet haben, dürfen wir uns beim Wirsing kürzer fassen, und in unsern Angaben auf das Notwendigste beschränken. Alles, was im Nachfolgenden mitgeteilt wird, bezieht sich auf Pflanzen, die im zweiten Jahre ihren Blütenstand völlig entwickelt hatten.

Der untere Teil des Stammes hat ähnlichen Bau, wie der entsprechende der Kohlrabi-Pflanze. Das Mark besteht aus zwei Regionen, einer mittleren mit derbwandigen Elementen, deren Wände reich getüpfelt sind, und einer äusseren, aus etwas kleineren dünnwandigen Zellen zusammengesetzten. Statt einer Gruppe der zuerst genannten Elemente können auch mehrere, durch dünnwandiges Gewebe getrennte, vorhanden sein.

Der Holzkörper, aus zwei Jahresringen zusammengesetzt, ist kräftig entwickelt. Die zuletzt entstandenen Holzzellen sind noch dünnwandig. Zwischen ihnen liegen kleine Gefässe, die den Abschluss der verholzten Elemente bilden. Die Markstrahlen haben meist 3—5 Zellenlagen Breite. An den wohlausgebildeten Weichbast schliessen sich Gruppen von Hartbastzellen. Der Uebergang zwischen den beiden Bast-Regionen wird von langen zartwandigen Elementen hergestellt, die dem Weichbast zuzuzählen sind.

Die ziemlich umfangreiche Rinde ist beträchtlich weniger collenchymatisch gebaut, als die des Kohlrabi im entsprechenden Stammteile. Ihre innern Elemente, besonders die zwischen und an den Hartbastbündeln gelegenen, sind klein und zartwandig, die äussern grösser

1) *Holthusen, Th.*, Untersuchungen über die Verteilung der Aschenbestandteile in der normalen und durch bestimmte Operationen pathologisch veränderten Kohlrabi- und Helianthus-Pflanze. Tübinger Inaugural-Dissertation. Bonn 1906.

und mit kräftigen Wänden versehen. Sklerenchym-Zellen finden sich in wechselnder Zahl, im ganzen weniger, als in der Rinde des Kohlrabi. Wie dort, sind auch hier reichlich Intercellularen vorhanden, darunter auffallend lange, in tangentialer Richtung verlaufende. Die ihnen angrenzenden Zellen zeigen auf den Wänden die kleinen zapfenartigen Fortsätze, die wir beim Kohlrabi wahrnehmen, aber sie sind hier nicht so häufig, wie dort.

Als besonderes Vorkommen wurde beobachtet, dass eine Rindenzellengruppe von beträchtlichem Umfange nachträglich in regellose Teilung übergegangen war. Von den dabei entstandenen Elementen hatte sich eine grosse Zahl in Sklerenchym-Zellen verwandelt.

Damit gelangen wir zu dem mittleren fleischigen Teile des Stammes. Sein grösserer Umfang beruht hauptsächlich auf der stärkeren Ausbildung des Markes, dessen Zusammensetzung bald der des unteren Teiles entspricht, bald insofern davon abweicht, als die inneren Zellen zart-, die äusseren derbwandig sind. Mit welchen sonstigen Verhältnissen diese Verschiedenheit zusammenhängt, wurde nicht verfolgt. Die ganze mittlere Region war schon abgestorben. Wohl zu beachten ist, dass das Mark keine Bündel führt, ein wichtiger Unterschied von der Kohlrabiknolle. — Der Holzkörper ist hier in radialer Richtung schwächer entwickelt, als im unteren Stammteile; die Jahresringgrenze weniger deutlich, als dort. Die Rinde dagegen hat wieder beträchtlichen Umfang. Die Wände ihrer Zellen sind kräftig und in der äusseren Zone collenchymatisch ausgebildet.

Im oberen Stammteil endlich, unter dem Blütenstande, ist das Mark wieder schwächer; seine inneren zartwandigen Zellen sind schon abgestorben, die äusseren derbwandigen, in die Markkrone übergehenden, noch erhalten. Der Holzkörper bedarf keiner näheren Besprechung; bemerkt sei nur, dass sein Weichbast schwächer entwickelt ist, als der des mittleren Teiles. Auch die Rinde hat hier bedeutend geringere Ausbildung, als dort; und ihre Zellen sind fast sämtlich zartwandig, solche mit derben Membranen verhältnismässig selten.

Zum Schlusse werfen wir noch einen Blick auf die Blattspurbündel. Die Blatt-Basis ist ähnlich gebaut, wie die des Kohlrabi. Sie weist kleine Gruppen von Bündeln auf, die teils zu halbmondförmig gestalteten, nach innen offenen, teils zu geschlossenen Körpern zusammentreten; in diesen sind jedoch die nach innen gewandten Stränge kleiner, als die übrigen, ein Verhältnis, in dem sich der dorsoventrale Bau des

ganzen Gebildes deutlich ausspricht. Die mittlere grösste Gruppe besteht in der Regel aus fünf halbmondförmig angeordneten Bündeln. — Der Uebertritt der Stränge in den Stamm und ihre Einordnung in seinen Holzkörper vollzieht sich in der Hauptsache wie beim Kohlrabi. Auch hier bilden die seitlichen Bündelgruppen kleine geschlossene Holzkörper, die auf kürzerer oder längerer Strecke in der Rinde hinablaufen, und die eigentümliche, aus engen Elementen bestehende Holzzellengruppe aufweisen, die wir dort beobachteten.

Die Mazeration des Gewebes, das verschiedenen Orten des Stammes entnommen wurde, lehrte, dass die Elemente des Holzes, des Bastes und der Rinde im allgemeinen normale Gestalt haben; nur die Sklerenchym-Zellen der Rinde bilden hier und da Spitzen und Fortsätze. Beträchtlich entwickelter werden diese Bildungen aber, wie beim Kohlrabi, im Blattkissen an der Eintrittsstelle der Bündel in den Holzkörper, ja, hier finden sich Zellengestalten mit eigentümlichen Fortsätzen. Unsere Figuren 2 und 6 auf Tafel XI führen zwei solcher Formen vor Augen, wie man sie an der Grenze der Bündel und innerhalb der Gruppen beobachtet. Aehnlichen, teilweise noch abweichenderen Idioblasten werden wir bald in der hypertrophischen Pflanze begegnen, zu der wir uns nunmehr wenden.

2. Die hypertrophische Pflanze.

Der Stamm.

Die Untersuchung wurde mit Pflanzen ausgeführt, die im Sommer des zweiten Jahres den Höhenpunkt ihrer Entwickelung erreicht hatten. Auch hier sei mit dem unteren Stammteil begonnen. Das Mark ist vollständig erhalten. Seine sämtlichen Elemente führen Reserve-Stoffe, hauptsächlich feinkörnige Stärke; sehr reich daran ist die äussere Region, etwas weniger reich die innere. Dicht gefüllt sind ferner die Markstrahlen und die jüngeren Holzzellen. Der Holzteil ist nur mässig gewachsen; die zuletzt entstandenen Holzzellen sind dünnwandig geblieben; zwischen ihnen liegen enge Gefässe. — Der Weichbast verhält sich in den verschiedenen Stämmen ungleich; in den einen ist er wenig gewachsen, in den andern beträchtlich. Da, wo dies geschehen, hat er neben den bekannten zartwandigen Elementen Gruppen von Hartbastzellen erzeugt; an Orten mit geringem Wachstum ist deren Bildung unterblieben. Sämtliche dünnwandigen Elemente sind dicht mit Reserve-Stoffen gefüllt. Dasselbe gilt von der Rinde, die in allen Fällen an

Umfang zugenommen hat. Auch hier beobachtet man wieder eine Verschiedenheit. Es kann sich der innere Teil nicht oder nur wenig verändern, alles Wachstum, Teilung und Inhaltsvergrösserung der Zellen, auf die äussere Region beschränkt sein. Oder es wächst auch die innere Rinde, ein Vorgang, der bald von der Zunahme des Weichbastes begleitet ist, bald nicht. Vergrössert sich die innere Rinde, dann treten die Hartbastbündel aus einander und werden mehr oder weniger weit nach aussen verlagert. In der äusseren Rinde entstehen stets einzeln oder in kleinen Gruppen Sklerenchym-Zellen.

Ueber die Grösse des Rindenwachstums geben einige Messungen Aufschluss. Es verhielt sich der radiale Durchmesser der Rinde normaler Stämme in der unteren Region zu den entsprechenden der hypertrophischen Achsen wie 1:1,65; 1:1,7; 1:1,9; 1:2; 1:2,1. Der Durchmesser kann also auf das Doppelte und selbst noch höher steigen.

Der mittlere, fleischige Teil des Stammes hat sich weniger verändert. Auch sein Mark ist noch vollständig erhalten. Die inneren Zellen weisen wenig Inhalt auf; in den äusseren wächst er und zwar nach aussen zunehmend. Die Markkrone, die Markstrahlen, der äussere Teil des Holzkörpers mit Ausnahme der Gefässe, der Weichbast und die ganze Rinde sind dicht gefüllt. Der Holzkörper hat sich auch hier nicht anomal vergrössert, ebenso wenig der Weichbast. Dem entspricht, dass auch an der Rinde kaum eine Veränderung zu gewahren ist. Die Zellen haben ihre ursprüngliche Form behalten; nur vereinzelt sieht man „passive" radiale Teilungen.

Damit kommen wir zum oberen Stammteile. Wie am unteren, so wurden auch an diesem Verschiedenheiten wahrgenommen. Wir legen der Beschreibung ein Beispiel zu Grunde, in dem die Veränderung sehr gross war, und verweisen auf die Figuren 9 und 7, Tafel XI, die die Durchschnitte des Holzkörpers und der Rinde schematisch, in den Umrissen aber genau andeuten. Figur 9 gehört dem normalen, Figur 7 dem hypertrophischen Stamm an. Die Schnitte sind derselben Höhe an der Achse entnommen und diese von demselben Alter. Als die Operation ausgeführt wurde, hatten die einzelnen Bündel nach der Markseite einen Abschluss von Holzzellen und weiter eine Schicht dieser Elemente am normalen Orte erzeugt (Fig. 7; die Holzzellen sind durch radiale Strichelung angegeben). Bald nach der Operation haben die Stränge aufgehört, feste Holzzellen zu bilden. Zunächst entstanden Elemente, die im Umriss und der Anordnung noch den Holzzellen

glichen, aber dünnwandig und unverholzt blieben. Wie der Längenschnitt lehrt, haben die zuerst entstandenen noch beträchtlichen Längendurchmesser; rasch nimmt dieser ab, und bald bilden sich nur noch rein parenchymatische Formen, die die Reihen der Holzzellen fortsetzen. In ähnlicher Weise nimmt auch die Länge der Gefässe ab, die in zusammenhängenden oder unterbrochenen Reihen entstehen, solange das Wachstum andauert. Die inneren sind noch lang, die äusseren werden allmählich kürzer, bis die zuletzt erzeugten etwa die Länge der angrenzenden Parenchym-Zellen haben. Ihre Wände sind meist dicht mit spaltenförmigen behöften Tüpfeln bedeckt. Auffallend ist die Tatsache, dass die Holzteile der Bündel an den Orten der Gefässreihen vortreten, dass das Cambium zwischen ihnen Falten bildet, die bis zu wechselnder Tiefe eindringen (s. Taf. XI, Fig. 7 c).

Ganz ausserordentlich hat sich der Weichbast entwickelt (in der Figur durch den matten Ton, *w*, angedeutet). Er besteht, von dem zartwandigen Strahlen-Parenchym abgesehen, aus den normal vorkommenden, hier sehr engzelligen Elementen, deren ältere noch gestreckte Gestalt haben, während die jüngeren das benachbarte Parenchym an Länge nicht überragen. Zwischen den Weichbastbündeln tritt reichlich dünnwandiges Parenchym auf; weiter bilden sich einzeln oder in kleinen Gruppen dickwandige Idioblasten, deren Form grosse Aehnlichkeit mit der hat, welche den entsprechenden Elementen des Weichbastes in den Kissenknollen des Kohlrabi eigen ist. Es sind meist parenchymatische Zellen mit mannigfach, teilweise seltsam gestalteten Fortsätzen, die zwischen den angrenzenden Elementen hinwachsen, überwiegend in horizontaler, daneben aber auch in vertikaler Richtung. Ihre Wanddicke ist verschieden; bald sind sie mehr, bald weniger sklerenchymatisch ausgebildet. Die Umrisse von fünf solcher Idioblasten zeigen die Figuren 9 und 10 auf Tafel IX und 8, 12 und 16 auf Tafel XI, die aber lediglich die Mannigfaltigkeit der Formen andeuten sollen. — Den Abschluss bildet nach aussen eine Sichel von Hartbastfasern, die aber schon vor der Operation angelegt war.

Die Rinde hat sich bald schwächer, bald stärker vergrössert (*r r* in den Figuren). Die Zellenwände sind hier aber kräftiger entwickelt, als in der Rinde der gewöhnlichen Achsen, und zeigen, besonders in der mittleren Region, collenchymatische Ausbildung.

Das Mark und die Rinde sind dicht mit Reserve-Stoffen gefüllt, ebenso der Holzkörper in allen den Elementen, die bei der Besprechung des unteren und mittleren Stammteiles angegeben wurden.

In den meisten übrigen untersuchten Achsen hatte sich der Weichbast weniger stark entwickelt, als in der beschriebenen; der Holzteil trat im Verhältnis dazu mehr hervor. Mit dem schwächeren Wachstum des Siebteiles hing zusammen, dass die Idioblasten entweder nur in geringer Zahl vorhanden waren oder gänzlich fehlten.

Blattkissen und Achselspross.

Das Blattkissen.

An der normalen Pflanze bildet sich das Blattkissen, wie früher erwähnt, nur wenig aus; stärker dagegen an der hypertrophischen, ja hier kann es einen radialen Durchmesser von 3, selbst 4 mm erlangen. Am stärksten ist es dicht unter dem Blattansatz; von da aus nimmt es nach unten allmählich ab. Gestalten, wie wir sie am Kohlrabi fanden, werden hier niemals erzeugt. Der geringeren äusseren Ausbildung entspricht auch die innere: die Anomalien im Bau sind hier ungleich weniger entwickelt, als im Kohlrabi-Blattkissen, doch sind sie vorhanden. Gleich unter der Uebertrittsstelle aus dem Blatte gestaltet sich die, wie früher angegeben, meist aus fünf halbmondförmig geordneten Strängen bestehende mittlere Gruppe (Taf. XI, Fig. 21) zu einem ringsum geschlossenen Körper. Dies geschieht dadurch, dass erstens die Cambium-Streifen der Bündel sich durch interfaszikulares Cambium verbinden, zweitens in der grossen Lücke zwischen den beiden äusseren Strängen des Halbmondes ein Bildungsgewebe entsteht, das sich an deren Cambium-Schichten ansetzt und reihenförmig geordnete zartwandige Elemente hervorbringt. In diesen bilden sich weiterhin Reihen von Gefässen, so dass der ganze Körper fast radiären Bau erhält. Mit diesen Vorgängen geht ein, anfangs jedoch langsameres Wachstum der vorhandenen Bündel Hand in Hand. Ihr Cambium erzeugt Gefässe und ausser diesen enge Elemente mit schwach verdickten, aber nicht verholzten Wänden — alles in Reihen geordnet. Das Strahlengewebe zwischen den Bündeln entwickelt sich der Zunahme entsprechend, die diese erfahren. Auf der Aussenseite bildet das Cambium im Bereiche aller Bündel sehr engzelliges Weichbastgewebe.

In den meisten Körpern hat es bei den beschriebenen Vorgängen sein Bewenden. In einzelnen aber, besonders in stark wachsenden, kann auch, wie bei den Körpern des Kohlrabi-Blattkissens, das Collenchym der Mitte des Bündels in Wachstum übergehen und zartwandige Zellen erzeugen. In dem so entstandenen Gewebe endlich können sowohl im

zentralen Teile, als in der inneren Region der nun breit gewordenen Markstrahlen kleine concentrische Bündel entstehen (s. die halbschematische Figur 20 auf Tafel XI; die kleine Ellipse in der Mitte gibt ein centrales Bündel an). Diese Tatsache ist sehr merkwürdig und insofern bedeutungsvoll, als sie lehrt, dass die Bildung solcher Bündel nicht an die Eigenschaft der Pflanze gebunden ist, anomale markständige Stränge zu erzeugen, wie es in der Knolle des Kohlrabi geschieht.

Die kleinen Bündelgruppen seitlich von der Blatt-Mediane runden sich ebenfalls ab und vergrössern ihren Umfang, aber in geringerem Grade, als die mittlere. Im Hinblick auf das, was über diese mitgeteilt wurde, dürfen wir auf die nähere Besprechung der kleinen Körper verzichten.

Der Zunahme der Bündelgruppen entsprechend wächst auch das sie umgebende Gewebe, besonders auf der Aussenseite des Blattkissens. Zunächst ist zu beachten, dass die collenchymatisch entwickelten äusseren Elemente der Bastbündel, soweit sie sich nicht in Hartbast verwandelt haben, in Teilung übergehen. Die Zellen zwischen den Hartbastbündeln dehnen sich stark in tangentialer Richtung und bilden zahlreiche radiale Wände. Weiter wächst die ganze Rinde ausserhalb der Bast-Region und erlangt im oberen Teile des Kissens beträchtlichen Durchmesser. In ihr entstehen nun reichlich Sklerenchym-Zellen mit schwächer oder stärker verdickten Wänden. Die Gestalt dieser Elemente ist nicht selten anomal; sie bilden Zacken, Fortsätze u. dgl., im ganzen aber alles in geringerem Masse ausgebildet, als im Kohlrabi-Blattkissen.

Es ist fast unnötig, zu erwähnen, dass alle Elemente der Bündel mit Ausnahme der Gefässe und Hartbastzellen, und ferner die ganze Rinde mit Reserve-Inhalt reich versehen sind.

Der Achselspross.

Lässt man am oberen Ende des Stammes bei der Operation den basalen Teil des Achselsprosses stehen, so gestaltet er sich zu einem halbkugeligen oder längeren fleischigen Körper. Wie die mikroskopische Untersuchung ergibt, wird er zu einem Speicher-Organ. Er entwickelt bis zum Schlusse der Vegetations-Periode ein umfangreiches Mark und eine entsprechend starke Rinde, beide mit Reserve-Stoffen dicht gefüllt. Mark und Rinde werden durch einen geschlossenen Bündelkörper getrennt, der ebenfalls beträchtliche Ausbildung erfahren hat. Sein Holzteil ist aus dünnwandigen Elementen zusammengesetzt, in denen, wie

sparsam zerstreut, einzelne kleine Gefässe liegen, die man erst bei näherer Untersuchung gewahrt. Der Weichbast besteht aus den bekannten, hier wieder sehr engen Zellenformen, zwischen denen zahlreiche kleine Sklerenchym-Zellen, die im Weichbast des Stammes schon beobachteten Idioblasten, auftreten. An der Grenze des Bastes und der Rinde liegen grössere Sklerenchym-Zellen mit stärkeren und teilweise mit anomalen Wänden. Dazwischen finden sich kleine Gruppen von Hartbastfasern, die schon vor der Operation erzeugt worden waren. Die Rinde führt im oberen Teile des Körpers in der äusseren Region kein Sklerenchym; weiter unten dagegen, nach dem Tragblatt hin, tritt es auf und wird endlich häufig.

Besonders hervorzuheben ist noch, dass in tieferer Region in der Achse kleine knollenartige Sprosse erzeugt werden können, die echte Reservestoffbehälter bilden. Sie werden in der Zusammenstellung über künstlich erzeugte Knollen näher besprochen werden.

Die Wurzel.

Die Wurzel der hypertrophischen Pflanze gewährt in mehr als einer Hinsicht Interesse und bedarf daher einer Besprechung. Bevor wir uns zu dieser wenden, werfen wir einen raschen Blick auf den Bau des normalen Organs.

Die Haupt- und starken Seitenwurzeln sind mit einem kräftigen Holzkörper versehen, dessen Bau jedoch nicht näher erörtert zu werden braucht. Zu beachten ist nur, dass die Holzzellen am Schlusse der Wachstums-Periode ihre Wände nicht mehr verdicken, die Gefässe also von dünnwandigen Elementen umgeben sind. Die Zone dieser Zellen ist hier verhältnismässig breit, breiter als im Stamme. Die Markstrahlen haben einen tangentialen Durchmesser von 3—5 Zellenlagen. Ihre Elemente sind der Mehrzahl nach dünnwandig, zum kleineren Teile aber mit stärkeren Häuten versehen; die derbwandigen bilden, wie in einzelnen Fällen beobachtet wurde, schmale Streifen, die in allen Strahlen ringsum auf etwa gleicher Höhe standen. Die Bedeutung dieser Unterschiede im Bau der Markstrahlzellen wurde bisher nicht aufgehellt.

Der Weichbast ist schwach entwickelt, ungleich mächtiger der Hartbast. Er besteht aus zwei Teilen, einem inneren, sekundär erzeugten, dessen Zellen Reihen bilden, und einem äusseren, primären, schon in der Rinde liegenden, der sich durch ungereihte und auch noch im Bau etwas verschiedene Fasern unterscheidet. Weiter aussen in der Rinde

sieht man einzeln oder in kleinen Gruppen Sklerenchym-Zellen, ebenso innerhalb der Korkschicht, hier als Phelloderm entstanden. Der Durchmesser der Rinde, von der inneren Grenze der Bastzellen an gerechnet, weist 17—19 Zellen auf, diese mit zahlreichen „passiven" Teilungen. So viel über den Bau der normalen Wurzel.

Die Untersuchung des hypertrophischen Organs zeigte, dass die Folgen der Operation sich in sehr verschiedenem Grade äussern. Im ersten Falle liess sich keine Veränderung im anatomischen Baue wahrnehmen. Der Holzkörper war nicht über das gewöhnliche Mass gewachsen, ebenso der Weichbast. Seine Zellen, die der Markstrahlen und die jungen Holz-Elemente wichen von denen des normalen Organs nur dadurch ab, dass sie dicht mit Reserve-Stoffen gefüllt waren. Auch der Durchmesser der Rinde war dem der normalen gleich. Die primären Bastbündel ragten weit nach aussen vor. Passive Teilungen waren in den Parenchym-Zellen vorhanden, aber schwerlich mehr als in der normalen Wurzel. Der einzige sichtbare Unterschied war wieder nur auf den Inhalt beschränkt: das Parenchym in der hypertrophischen Rinde führte überaus reichlich Reserve-Stoffe.

Im zweiten Falle hatte sich der Holzkörper, soweit sichtbar, ebenfalls nicht vergrössert, wohl aber war die Rinde mehr oder weniger stark gewachsen. Dabei zeigte sich eine Verschiedenheit. Entweder war die Zunahme wesentlich auf die äussere Region beschränkt, so dass die primären Bastbündel ihre ursprüngliche Lage behalten hatten; oder es hatte sich auch die innere Rinde vergrössert, ein Vorgang, der mit einem Auseinandertreten und einer Verschiebung der primären Baststränge nach aussen verbunden war. Das Wachstum selbst beruhte sowohl auf Inhaltsvergrösserung als auf Teilung der Zellen. In der äusseren Region waren zu den schon vorhandenen weitere Sklerenchym-Zellen gebildet.

Um die Grössenzunahme der Rinde in diesem Falle annähernd zu bestimmen, wurden einige Messungen ausgeführt. Auf den Querschnitten von fünf normalen starken Wurzeln — es waren entweder Hauptwurzeln oder Seitenwurzeln 1. Ordnung, die nach Verletzung der Hauptwurzeln die Stärke einer solchen angenommen — hatte die Rinde, vom Weichbast an gerechnet, bei der angewandten schwachen Vergrösserung Durchmesser von 30, 30, 38, 39,5 und 48 Einheiten. Der Durchschnitt betrug also 37 Einheiten. Die Rinden von fünf entsprechenden hypertrophischen Wurzeln wiesen auf 40, 62, 65, 73 und 79, im Mittel 64 Einheiten.

Das Verhältnis der beiden Durchmesser war also ungefähr wie 9 : 16, die hypertrophische Rinde in radialer Richtung also fast doppelt so stark entwickelt, als die normale.

Im dritten Falle endlich griff die Veränderung noch tiefer ein: auch Teile des Holzkörpers waren gewachsen. Hierbei nahm man wieder eine Verschiedenheit wahr. Entweder die Zunahme beschränkte sich auf einen, auf zwei oder mehrere Markstrahlen, wobei das zentrale Gewebe unverändert blieb; oder es nahm auch dieses am Wachstum teil. Die die inneren Gefässe umgebenden zartwandigen Zellen waren hier in Teilung übergegangen, die dem Mittelpunkte nahen in regellose, die darauf folgenden überwiegend in radiale. Das Aeusserste von Abweichung bot sich nun darin dar, dass in dem so entstandenen zentralen Gewebe und im inneren Teile der breiten Markstrahlen kleine Weichbastbündel auftraten, eine merkwürdige Anomalie. Hier kehrten demnach dieselben Verhältnisse wieder, die wir in den Gefässkörpern der Blattkissen beobachteten.

Mit dem Wachstum des Holzkörpers ging eine entsprechend kräftige Entwickelung der Rinde Hand in Hand. Wie sich von selbst versteht, fand diese sowohl in der inneren, wie in der äusseren Region statt, und war in besonderem Grade mit den Veränderungen verbunden, die schon vorhin beschrieben wurden.

Erwägt man nun, dass alle neu entstandenen Elemente, ebenso wie die alten, zartwandigen, die sich nicht geteilt haben, als Speicherzellen dienen, so kann man die Behauptung nicht bestreiten, dass in unseren hypertrophischen Gebilden der Ansatz zu einer fleischigen Wurzel, zu einer Wurzelknolle vorliege, wie sie bei der normalen Pflanze nicht vorkommt. Wir haben somit den Anfang zu einem neuen, der Rasse nicht eigenen Organ vor uns, ein Gegenstand, auf den wir später zurückkommen werden.

Das Blatt.

Schliesslich haben wir noch des Blattes zu gedenken. Seine Hypertrophie beruht auf denselben Wachstumsvorgängen, denen wir beim Kohlrabiblatt begegneten. Auch in ihm vergrössern sich alle Parenchym-Zellen, überwiegend aber wieder die des Pallisaden-Gewebes. Ein Unterschied fällt jedoch hinsichtlich des Inhaltes sofort ins Auge: die Zellen, hauptsächlich die des Schwamm-Parenchyms, führen reichlich Stärke, die in den Elementen des Kohlrabiblattes fehlt. Sphärokristalle sind in den

in Alkohol aufbewahrten Blättern ebenfalls vorhanden, weichen aber von denen des genannten Blattes etwas ab. Sie sind weniger zahlreich, aber grösser und von anderem Gefüge. Ihre Substanz ist dichter, im Innern scheinbar homogen; nur am Umfange treten die feinen Nadeln hervor. Sie liegen sehr reichlich an den der Oberseite zugewandten Enden der Pallisaden-Zellen, beträchtlich weniger im Schwammgewebe. In den Nerven finden sie sich in dem Parenchym um die Bündel, besonders auf der Oberseite. Sie bestehen gänzlich oder doch der Hauptsache nach aus Calciumphosphat.

Auch an den stärkeren Nerven, vorab am Mittelnerven, gewahrt man, wie beim Kohlrabi, dass Parenchym-Zellengruppen sich strecken und zu Schläuchen auswachsen. An manchen Orten sieht man Höhlen, in die die Schläuche mehr oder minder weit vorragen. Nach der Trennung und Abrundung waren hier die Zellen offenbar zunächst aus einander gewichen und hatten die Höhlen erzeugt, die dann durch die Schläuche bald mehr, bald weniger wieder ausgefüllt wurden. Wie sich diese Vorgänge aber zeitlich gestalteten, ob die Höhlen gleich anfangs grossen Umfang erreichten oder sich erst allmählich vergrösserten, liess sich am fertigen Zustande nicht mehr feststellen.

Helianthus annuus.

Der hypertrophische Stamm.

In der früher besprochenen Arbeit macht *C. Kraus*[1]) über den anatomischen Bau seiner hypertrophischen Pflanze folgende Angaben:

„Beim Anschneiden der bezeichneten Stengel fällt ihre ausserordentliche Saftigkeit (woher jedenfalls mit ihr grosses Gewicht rührt) auf, die beschränkte Ausdehnung der weissen Markpartie, dann ihre grosse Weichheit; sie schneiden sich wie Rübengewebe gegenüber der Holzigkeit der nicht geköpften Pflanzen. Die anatomische Untersuchung ergibt, dass eine ganz bedeutende Verdickung der Gefässbündel, besonders der in den Kanten liegenden, eingetreten ist, so dass z. B. deren radialer Durchmesser bis zu 15 mm beträgt, während die stärksten gleicher Stellung nicht geköpfter Pflanzen höchstens (in gleicher Stengelregion) 5 mm Durchmesser hatten, so dass also die Verdickung das Drei- und auch Mehrfache der normalen erreichen kann. Ausserdem zeigt sich, dass normales sekundäres Holz ganz fehlt, indem sich an Stelle desselben lauter kleinzelliges saftiges Parenchym entwickelt hat. Weiter ist vielfach das

1) a. a. O. S. 380 und 381.

primäre Rindenparenchym um das Doppelte bis Mehrfache des unversehrten Stengels in die Dicke gewachsen, namentlich mit besonderer Ausgiebigkeit in den basalen Blattstielwulsten. Wir finden demnach als Folge des Köpfens bei der russischen einköpfigen Sonnenblume, bei der keine oder nur geringe Achselsprossbildung eintritt, bei der sich also die gesamte Saftmasse, alles von den kräftigen Blättern erzeugte Material, im Stengel konzentriert, eine kolossal gesteigerte Zellenbildung im Grundgewebe wie in den Gefässbündeln, bei letzteren sogar noch mehr, wobei aber das Cambium nicht normales Holz, sondern saftiges Parenchym (mit vereinzelten Tracheen) erzeugt. Aehnliche Veränderungen zeigen sich auch in den stärkeren Bündeln des dicken Blattstiels."

„In der basalen, zur Zeit des Köpfens schon älteren Region zeigt sich zwar auch sehr viel stärkere Holzbildung, aber soweit untersucht, ist das Holz normal. Bezüglich der Pfahlwurzel, welche manchmal sehr erheblichen Umfang erreicht, z. B. in einem Falle 250 mm, gilt Aehnliches."

Soweit *Kraus*. Wir wenden uns nun zu unseren eigenen Beobachtungen. Der Bau des Stammes der Sonnenblume darf, sofern es sich um das Wesentliche handelt, als bekannt vorausgesetzt werden. Er wurde von *L. Peters* [1]) einer eingehenden Untersuchung unterworfen, auf die wir hier verweisen. Aber obwohl diese Arbeit vorlag, war dennoch eine eigene Untersuchung nicht zu umgehen, die sich jedoch hauptsächlich nur auf bestimmte Teile, vor allem auf den Holzkörper richtete. Es lag in der Natur der Sache, dass für uns einige Gesichtspunkte massgebend waren, die für *Peters* nicht in Betracht kamen. Auch schien es uns erforderlich, alles Wesentliche durch Abbildungen zu erläutern. Ein vergleichender Blick auf die einzelnen Elemente des normalen und des anomal gebauten Körpers unterrichtet in vielen Fällen mehr, als eine lange Beschreibung. Bei der Darstellung werden wir in der Art verfahren, dass wir stets die einzelnen Gewebe der hypertrophischen und der normalen Pflanze einander gegenüberstellen.

Wie im experimentellen Teile angegeben, hat man zwei Formen des hypertrophischen Körpers zu unterscheiden. Im ersten verdickt sich die Achse überwiegend in ihrem oberen, im zweiten dagegen hauptsächlich im unteren Teile. Wir beginnen mit der ersten Art des Wachstums.

1) *Peters, L.*, Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei Helianthus annuus L. und Polygonum cuspidatum Sieb. et Zuccar. Rostocker Dissertation. Göttingen 1897. (Die Arbeit wurde ausgeführt im Göttinger pflanzenphys. Institut.)

Erste Form des hypertrophischen Stammes.

Im normalen Stamme ist die primäre Rinde nicht stark entwickelt. Auf die Epidermis folgen 5—7, selten mehr, Collenchym-Lagen, darauf vor den grossen Bastbündeln 3—5, an den Orten zwischen diesen 12—13 Rindenzellenschichten, deren Elemente zahlreiche „passive" Teilungen im Sinne *Nägelis* zeigen. Unter den eben eingetretenen Blattspursträngen nehmen diese Zahlen etwas zu. Der Durchmesser der Rinde beträgt etwa 1 mm, an den zuletzt genannten Stellen entsprechend mehr (Taf. XII, Fig. 14).

Im hypertrophischen Stamme nimmt die Rinde sehr bedeutend über das normale Mass zu, besonders in den wulstigen Hügeln unter den Blattansätzen. Von den Bastbündeln an gerechnet, erlangt sie hier einen Durchmesser von 5,6 mm und selbst noch mehr (Taf. X, Fig. 5 und 13). Man unterscheidet in ihr zwei Zonen, eine äussere, aus dem collenchymatischen Gewebe hervorgegangene, und eine mächtigere innere, dem Parenchym entstammende. In jener teilen sich die Zellen hauptsächlich durch radiale Wände, in dieser durch radiale und tangentiale. Stellenweise, besonders in der Mitte des Hügels, bilden sie lange Radial-Reihen, die sich nach aussen, der Umfangzunahme des Ganzen entsprechend, spalten.

Gegen den Schluss des Wachstums können diese Reihen sich örtlich von einander trennen, grosse Intercellularen bilden, sich mannigfach biegen und so einen charakteristischen Anblick gewähren (Taf. XIV, Fig. 26). Das Ganze führt zu dem Schlusse, dass diese Gewebe-Region sich stärker auszudehnen bestrebt ist, als ihr die äussere, dem Collenchym entstammende Schicht gestattet. Das Gewebe in diesem Zustande geht gewöhnlich dem Verfalle entgegen. Die Trennung der Zellenreihen von einander, die Lockerung des Gewebeverbandes ist schon als eine Erscheinung der Nekrose aufzufassen. Laufen in den Rindenhügeln Gefässbündel als Teile der Blattspur gesondert abwärts, so vergrössern auch sie ihren unter gewöhnlichen Verhältnissen geringen Umfang bedeutend. Sie bilden lange Reihen von Gefässen, die von dünnwandigen Elementen umgeben sind. Zwischen den Reihen entstehen Strahlen, die nach aussen an Breite stark zunehmen und in ihren inneren Teilen aus etwas derbwandigen, in den äusseren aus dünnwandigen Zellen bestehen. Auch der Weichbast dieser Bündel wächst, jedoch weniger, als der Gefässteil. Dabei zeigt der ganze Körper das Bestreben, seine der Anlage nach einfach collaterale Form in eine ringsum geschlossene, radiäre zu ver-

wandeln. Das Cambium, das einen einwärts gebogenen Streifen bildet, entwickelt sich, setzt sich auf beiden Seiten um den Gefässteil fort, ein Vorgang, der endlich so weit gehen kann, dass ein geschlossener Ring entsteht. Dieser ist nun auch auf der dem Stammmittelpunkte zugewandten Seite tätig und erzeugt hier derbwandiges Strahlengewebe, aber, soweit beobachtet, keine Gefässe, so dass also doch kein völlig radiärer Bau erreicht wird.

Wir betrachten nunmehr den Holzkörper. Unsere Abbildungen geben ein ungefähres Bild der sehr bedeutenden Veränderungen, die sein Wachstum erfährt. Man vergleiche zunächst die in natürlicher Grösse wiedergegebenen Uebersichtsbilder (Taf. XII, Fig. 5 und 13) mit dem Querschnitt des normalen Stammes, etwa der gleichen Höhe entnommen (Taf. XII, Fig. 14). Auf diesem bedeutet die vielfach gebogene Linie die innere, die dem Umriss parallel laufende die äussere Grenze des gesamten Holzkörpers; für die beiden anderen Figuren gelten dieselben Umrisse. Das Nähere lehren dann die Abbildungen 10, 12 und 14 auf Tafel XIII. Figur 12 zeigt ein starkes Bündel des normalen Stammes, das erst in wenig höherer Region in den Ring eingetreten ist; Figur 14 ein schwächeres seitliches. Im Holzteil sind die Gefässe durch Kreise bezeichnet; sie sind umgeben von den übrigen Elementen, unter denen die Libriform-Zellen an Masse bei weitem überwiegen; ihre Region wurde wieder durch radiale Strichelung angedeutet. Der Siebteil ist weiss gelassen und das sehr entwickelte Hartbastbündel durch Querstrichelung bezeichnet. Wie man sieht, tritt das Bastbündel in eine vom Siebteil gebildete Falte mehr oder weniger tief ein und jener füllt wieder eine Falte des Holzteiles aus. — In Figur 10 ist der Querschnitt eines grossen Bündels des hypertrophischen Stammes in entsprechender Höhe dargestellt. Die obere Linie gibt die Grenze zwischen dem Mark und dem Bündelgewebe an, eine Grenze, die bald bestimmt erkennbar, bald weniger deutlich ist. Wie im normalen Bündel gewahrt man hier radial gerichtete Gefässreihen, von denen die mittleren durch breite Streifen vom Strahlengewebe getrennt sind. Die primären Elemente der inneren Reihen sind mit den sie umschliessenden, schon etwas derbwandig gewordenen Zellen von ihren ursprünglichen Orten getrennt und nach innen verlagert worden (in der Zeichnung die elliptisch gestalteten Umrisse). Die langen Gefässreihen sind in ihrer inneren Zone von zartwandigen Elementen umgeben, an deren Stelle in der folgenden mittleren Region mechanische Zellen, Holzzellen, gebildet wurden. In der äusseren Zone

dagegen entstanden wieder dünnwandige Elemente. Im ganzen tritt die mechanische Ausrüstung des Bündels bedeutend hinter die des normalen Stranges zurück. Einen Hauptbestandteil bildet dagegen das zartwandige Strahlengewebe, das im normalen Strange fehlt. Die wechselnd grosse, im inneren Teile des Bündels besonders starke Breite dieser Strahlen ersieht man aus der Figur. Sie bestehen aus tangential gerichteten Zellenreihen mit radialen Teilwänden und lassen durch ihre Form und Wandrichtung deutlich das sie beherrschende Wachstumsgesetz erkennen. Den Gefässreihen innerhalb des Cambiums entsprechen ausserhalb die schmalen, aber ebenfalls langen Weichbaststreifen, die wieder durch breite Strahlen dünnwandigen Gewebes getrennt sind — alles von mächtiger Entwickelung. Den äusseren Abschluss des Ganzen bilden hier zwei Hartbastbündel, auf deren beiden Seiten man noch die Grenzlinien zwischen dem Gewebe des Bündels und dem der Rinde gewahrt.

Neben den Bündeln von der eben beschriebenen Zusammensetzung beobachtet man andere, die dadurch abweichen, dass sie keine Holzzellen führen, dass die Gefässreihen ihrer ganzen Länge nach in zartwandigem Gewebe liegen. Sie finden sich dicht unter dem Ende der Achse und stammen aus Blättern, die zu der Zeit, als die Operation ausgeführt wurde, noch sehr jung waren. Querschnitte mit solchen Bündeln scheint *Kraus* vor sich gehabt zu haben, da er angibt, dass die Stränge allen Holzes entbehrten. In den inneren Blattspuren der grossen Blätter in geringer Entfernung von der Schnittfläche haben die Bündel dagegen, wenn auch nicht immer, so doch gewöhnlich die vorhin angegebene Zusammensetzung. In etwas tieferer Region weisen sie, ausser den primären Gefässen, auch primäres Holz auf, das vor der Operation entstanden war und alle Eigenschaften des normalen Holzes hat. Die Stärke dieses Teiles nimmt mit der Entfernung vom Scheitelende zu. Auf seiner Aussenseite liegt der nach der Operation erfolgte Zuwachs von dem erörterten lockeren Bau. Auf die Einzelheiten der Struktur, auf die Uebergänge zwischen den Strängen der oberen und unteren Stamm-Region einzugehen, scheint nicht erforderlich zu sein.

Wohl aber haben wir die Beschaffenheit der nach der Operation entstandenen Elemente zu beachten. Die Gefässe sind enger und durchschnittlich beträchtlich kürzer, als die normalen, oftmals etwas gebogen und mit kleinen Fortsätzen versehen. Ebenso haben die Tracheiden und Holzfasern geringere Länge, als die normalen; auch sie weisen häufig Biegungen und verschieden gestaltete Fortsätze auf; dazu kommt,

dass sie erheblich dünnwandiger sind, als jene. Sehr zahlreich treten kurze, derbwandige, tracheidenartige Parenchym-Zellen auf. Messungen wurden an den verschiedenen Elementen nicht vorgenommen, da das macerierte Material zwar die anomalen Zellenformen alsbald erkennen lässt, aber doch keine sichere Gewähr dafür bietet, dass nicht hier und da normale Elemente aus dem primären Teile der Bündel oder Uebergangsformen mit unterlaufen. Man durfte umsomehr auf diese Bestimmungen verzichten, als sie an den Elementen des im unteren Teile verdickten Stammes, wie alsbald mitzuteilen, ausgeführt wurden.

So die grossen Blattspurstränge. Aehnlich verhalten sich die kleineren Bündel des Ringes, doch ist ihr gesamtes Wachstum, die Breite ihrer Parenchym-Strahlen, die Länge der Gefässreihen u. s. w. ihrem Umfange entsprechend geringer. Zwischen den Strängen liegen breite Strahlen parenchymatischen Gewebes, durch welche der die Bündel verbindende Cambium-Ring verläuft, der in der höchsten Stamm-Region aber noch fehlen kann.

Das Mark bleibt im hypertrophischen Stamme meist bis zum Absterben erhalten und bildet keine oder nur eine wenig umfangreiche Höhle. In der höchsten Region besteht es aus zweierlei Zellen, solchen, die nach der Operation ungeteilt geblieben sind und solchen, die sich mehr oder weniger geteilt haben. Die Teil-Elemente bilden gerade oder gebogene Reihen, die um die nicht geteilten Zellen als ihre Mittelpunkte geordnet sind. Nach der Markkrone schliessen sie sich an die radienförmig verlaufenden Parenchymzellen-Reihen, welche die primären Bündelteile umgeben, und an das Gewebe der breiten Markstrahlen an. Weiter unten geht diese Mark-Region in die normal gebaute über, deren Beschaffenheit wir hier nicht zu schildern brauchen.

Wie im experimentellen Abschnitte beschrieben, nimmt die Grösse der Blattspurwülste nach unten allmählich ab; Figur 9 auf Tafel XII zeigt einen Querschnitt aus der tieferen Stamm-Region, auf dem aber der eine Hügel noch kräftig vortritt. Auf mittlerer Stammhöhe hören die grossen, eben besprochenen Abweichungen auf und der Holzkörper erhält die regelmässige Form. Der Unterschied zwischen dem normalen und hypertrophischen Organ zeigt sich nun darin, dass der Holzkörper in diesem grösseren Durchmesser hat, als in jenem, dass er dort aber fester gebaut ist, als hier. Im unteren Stammteile endlich, etwa von 50 cm über der Erde an abwärts, wird die Abweichung von der normalen Achse gewöhnlich noch geringer, erst die genaue Untersuchung lehrt sie hier

überhaupt erkennen. Die Rinde weist keine oder fast keine Verstärkung mehr auf; das Mark bleibt zwar lange frisch, länger als im normalen Stamme, doch bildet sich endlich im Innern eine kleine oder selbst grössere Höhle. Der Holzkörper lässt keine oder nur geringe Verschiedenheit vom normalen Stamme wahrnehmen.

Zweite Form des hypertrophischen Stammes.

Wir wenden uns nunmehr zu den sich überwiegend in ihrem unteren Teile verdickenden Stämmen. Zu ihnen ist zunächst zu bemerken, dass der Bau des oberen Stammteiles im wesentlichen dem der ersten Gruppe gleicht, jedoch mit dem Unterschiede, dass die Abweichungen vom normalen Bau in allen Punkten geringer, dass die Rinde, die parenchymatischen Strahlen im Holzkörper, weniger entwickelt sind, dass der Durchmesser der Bündel kleiner ist. Auf die Anführung von Einzelheiten glauben wir verzichten zu dürfen und fassen alsbald den unteren Stammteil ins Auge, in dem sich wichtige und interessante Vorgänge abspielen. Seinen bedeutenden Umfang zeigt Figur 15 auf Tafel XII. Man beachte die mächtige Ausbildung des Holzkörpers. Zum besseren Verständnis seines Baues scheint es erforderlich zu sein, zunächst einen raschen Blick auf die Zusammensetzung des normalen Holzkörpers zu werfen. Es kommt dabei für uns nur der feste sekundäre Holzteil in Betracht, nicht der primäre Teil der Bündel mit den Spiral- und Ringgefässen und den sie umgebenden dünnwandigen Elementen.

Zum Bau des normalen Holzkörpers.

Da es sich um die Vergleichung mit dem hypertrophischen Stamme handelt, so wurde eine bestimmte Höhe gewählt; sie betrug im einen wie im andern Falle 50 cm über dem Boden. Der sekundäre Holzkörper weist die wichtigsten Bestandteile der drei bekannten *Sanio*schen Systeme auf.

Vom trachealen System sind Gefässe und Tracheiden vorhanden. Die Gefässe liegen einzeln oder in kurzen Reihen, bald von Holzzellen umgeben, bald zwischen diesen und Markstrahlen, bald davon durch Holz-Parenchym getrennt. Ihre Form ist normal, zylinderförmig (Taf. XIII, Fig. 5, 9, 15, in denen weitere und engere wiedergegeben sind). Je nach den Nachbar-Elementen sind sie mit einfachen oder behöften Tüpfeln dicht besetzt (Taf. XIII, Fig. 17 zeigt ein Wandstück mit regelmässig behöfter Tüpfelung). Die Durchbrechungen finden sich oben und unten an horizontalen oder geneigten Querwänden. An den

Enden entstehen oft einseitige Verlängerungen, Zuspitzungen u. dgl., eigentlich anomale Formen aber beobachtet man nicht.

Um die mittlere Länge und Weite der Gefässe annähernd zu bestimmen, wurden Messungen an maceriertem Material ausgeführt, das zwei Stämmen in der Höhe von 30 cm über der Erde entnommen war.

1) 22 Gefässe des ersten Stammes zeigten folgende Grössen: Mittlere Länge 270 μ. Das längste mass 370 μ, das kürzeste 130 μ. Mittlere Weite 100 μ. Die grösste Weite betrug 140 μ, die geringste Weite 64 μ.
2) 30 Gefässe des zweiten Stammes wiesen folgende Zahlen auf: Mittlere Länge 240 μ. Die Länge des grössten Elements war 390 μ, die des kürzesten 140 μ.
   Mittlere Weite 100 μ. Das weiteste Element mass 130 μ, das engste 50 μ.

Da die beiden Zahlenreihen sehr ähnlich sind, so wurden keine weiteren Messungen ausgeführt. Die Länge der Gefässe beträgt demnach im Mittel annähernd 250 μ, die Weite 100 μ. — Nach *Peters* schwankt die Länge der Tüpfelgefässe zwischen 200 und 350 μ, die Weite zwischen 15 und 90 μ. Hinsichtlich der Länge der Elemente stimmen unsere Angaben wohl überein; die von ihm beobachteten Weiten scheinen dagegen etwas geringer gewesen zu sein, als die von uns gesehenen.

Auch Tracheiden kommen vor, treten aber an Zahl gegenüber den Gefässen und noch mehr den Holzzellen gegenüber sehr zurück. Ihre gewöhnliche Form zeigt Figur 2, Tafel XII. Die Wände führen reichlich spaltenförmig behöfte Tüpfel.

Das Faser-System ist vertreten durch einfache und geteilte Holzzellen.

Die einfachen Holzfasern bilden bei weitem die Hauptmasse des Körpers. Die einzelnen Zellen sind lang gestreckt, gerade oder nur schwach gebogen und mit spitz zulaufenden Enden versehen (Taf. XII, Fig. 3; Taf. XIII, Fig. 1, dazu das Querschnittsbild Fig. 8); hier und da treten auch kleine zahnförmige Fortsätze oder Gabelungen auf. Da, wo sie an Gefässe oder Parenchym grenzen, sind sie mit kleinen spaltenförmig behöften Tüpfeln besetzt. Auch ihre Länge wurde in ähnlicher Weise bestimmt, wie die der Gefässe.

1) 24 Fasern des ersten Stammes hatten eine mittlere Länge von 750 μ. Das längste mass 930 μ, das kürzeste 400 μ.

2) 30 Fasern des zweiten Stammes wiesen eine mittlere Länge von 700 μ auf. Hier betrug die grösste Länge eines Elementes 940 μ, die geringste 500 μ.

Als durchschnittliche Länge der Holzzellen darf also die vom wahren Mittelwerte wohl nicht weit abweichende Zahl 720 μ angegeben werden. — *Peters* fand die Länge einiger Holzelemente zwischen 400 und 800 μ schwankend.

Geteilte Holzzellen (Taf. XII, Fig. 6) kommen nur sparsam vor und bedürfen keiner weiteren Erörterung.

Das parenchymatische System.

Das Holz-Parenchym tritt in verschiedenen Gestalten auf. Erstens beobachtet man Formen der gewöhnlichen Art, die aus wiederholter, 3—4maliger Teilung einer Cambium-Zelle hervorgegangen sind (Taf. XIII, Fig. 7). Sie haben mässig verdickte Wände mit reicher Tüpfelung; die Tüpfel selbst sind einfach und verhältnismässig gross. Teilt sich die Zelle nur einmal, so gewahrt man das in Figur 7 auf Tafel XII gezeichnete Bild. Ansätze zur Konjugation kommen vor, wirkliche Verbindung aber wurde nicht wahrgenommen. — Neben den genannten treten andere abweichende Formen auf. Erstens, allerdings selten, lange, wahrscheinlich aus ungeteilten Cambium-Zellen entstandene Elemente, deren Wände etwas zarter sind, und die kleine, spaltenförmig behöfte Tüpfel aufweisen (Taf. XIII, Fig. 6). Sie sind den Ersatzfasern mancher anderen Arten ähnlich. Häufiger als diese werden Formen erzeugt, die ihnen in der Wandstärke und teilweise auch in der Tüpfelung gleichen, aber kürzer und meist weiter sind (Taf. XIII, Fig. 4). Auch Formen wie die in Figur 22, Tafel XIII abgebildeten gehören hierher. Von solchen ist nur ein Schritt zu gänzlich parenchymatischen Gestalten mit derselben Wanddicke und einfachen Tüpfeln, wie man sie an der Grenze des Holzkörpers und in der Markkrone findet (Taf. XIII, Fig. 11). — Hier, wie an manchen andern Orten, sind Grenzen zwischen den verschiedenen Formen kaum zu ziehen, und es ist daher die Bezeichnung schwierig.

Das Strahlen-Parenchym. Die Markstrahlen zeigen beträchtliche Grössenunterschiede. Gewöhnlich haben sie eine Breite von 2—4 Zellenlagen; daneben kommen solche mit 1 Lage, aber auch solche mit 5—8 und selbst noch mehr Lagen vor. Ebenso verschieden wie die Breite ist die Höhe der Strahlen. Während die einreihigen manchmal nur 3—4 Zellen hoch sind, erreichen die breiten das Viel-

fache dieses Masses. Sehr verschieden ist weiter die Gestalt der Zellen. Die Figuren 4 auf Tafel XII und 20 auf Tafel XIII führen zwei schmale Strahlen im Querschnitt vor Augen. Sie zeigen, dass die Elemente radial mässig verlängert und tangential von verschiedenem Durchmesser sind. Die an Holzzellen oder Gefässe grenzenden äusseren haben geringere Breite und gewöhnlich auch geringere radiale Länge, als die inneren. Doch kommen ebenso schmale Formen auch in der Mitte der Strahlen vor. Das Bild eines 4—5 Zellen breiten Strahles auf dem tangentialen Längenschnitt zeigt Figur 11, Tafel XII. Man ersieht daraus, dass die Zellen des Randes teilweise beträchtlich länger sind, als die mittleren. Dasselbe lehrt Figur 3, Tafel XIII, in welcher bloss die Umrisse der Elemente der Hälfte eines Strahles und der angrenzenden Gefässreihe wiedergegeben sind. Die langen Zellen liegen hier den Gefässen an. Die Gestalt der Strahlenzellen auf dem radialen Längenschnitt gewahrt man auf den Umrisszeichnungen Figuren 16 und 18, Tafel XIII. Die Höhe der Elemente ist sehr verschieden, doch so, dass die Glieder einer Radial-Reihe etwa gleich hoch sind. Liegende und stehende Strahlen lassen sich nicht unterscheiden; die niedrigen Zellen haben meist, jedoch nicht immer, denselben radialen Durchmesser, der den hohen eigen ist. Wie der tangentiale Schnitt lehrt, laufen die Strahlen, besonders die einreihigen niedrigen, oft in verhältnismässig hohe, lang zugespitzte Elemente aus, aber die übrigen, gerade bezeichnenden Unterschiede zwischen stehenden und liegenden Strahlen fehlen.

Besonderes Interesse gewähren die breiten Strahlen. In ihnen gewahrt man nicht selten langgestreckte Zellen (Taf. XIII, Fig. 2), die an einem oder an beiden Enden zugespitzt sein können. Die Dicke ihrer Wände weicht von der der kurzen Formen nicht ab; sie sind aber weniger reich getüpfelt[1]). Gewöhnlich nehmen sie die mittlere Region des Strahles ein und verlaufen darin auf weite Strecke, hören aber auf, wenn der Strahl sich zu verjüngen beginnt. Sie sind Ersatzzellen oder selbst Tracheiden ähnlich und können, wenn durch Maceration freigelegt, leicht damit verwechselt werden. Da ihre Länge sehr ungleich ist, so folgt, dass sich Strahlen-Parenchym, Holz-Parenchym und Ersatzzellen nicht streng aus einander halten lassen, dass diese Formen durch Mittelbildungen mit einander verbunden sind.

Noch eine andere Tatsache bestätigt dieses. Zwischen Markstrahlen

1) Hinsichtlich des Vorkommens von Markstrahlen mit Faserzellen vergleiche *de Bary*, Vergleichende Anatomie u. s. w. Leipzig 1877. S. 506 und 507.

und Gefässen findet man manchmal lange Elemente, die ganze Platten bilden können. Eine solche zeigt unsere Umrissfigur 16 auf Tafel XII, die nach einem durch Maceration erhaltenen Präparate gezeichnet wurde. Die punktierten Linien deuten den unten liegenden Markstrahl, die ausgezogenen die darüber gelegenen langen Elemente an. Eines von diesen hat sich durch eine Querwand geteilt. Diese Formen stehen den vorhin als Ersatzfasern beschriebenen noch längeren Gestalten nahe, ja sind davon kaum zu unterscheiden.

Da für unsere vergleichende Untersuchung eine ungefähre Kenntnis der gesamten Markstrahlenbreite erforderlich war, so wurden zu dem Zweck einige Messungen vorgenommen. Man mass zunächst bestimmte tangentiale Flächen der Rand-Region des Holzkörpers ab, zählte die darauf kommenden Strahlen und stellte hierauf deren Breite fest. Die Messungen wurden bei 78facher Vergrösserung ausgeführt; als Masseinheit diente das Millimeter. Hinter den Zahlen ist in Klammern das absolute Mass angegeben. Die angeführten Beispiele wurden verschiedenen Orten des Stammes entnommen.

1. Beispiel. Die tangentiale Länge der Strecke beträgt 106 Einheiten (1,36 mm). Darauf kommen 5 Markstrahlen, deren gesamte Breite 34,5 Einheiten (0,44 mm) misst. Die mittlere Breite beträgt somit 6,9 Einheiten (0,09 mm). Die grösste Breite eines Strahls beläuft sich auf 10 Einheiten (0,13 mm), die kleinste auf 3 Einheiten (0,03 mm).

2. Beispiel. Die Strecke von 100 Einheiten (1,28 mm) Länge führt 7 Markstrahlen mit 26,5 Einheiten (0,34 mm) Gesamtbreite. Die durchschnittliche Breite des Strahles beträgt nicht ganz 4 Einheiten (0,05 mm). Der breiteste misst 5 Einheiten (0,06 mm), der schmälste 1,5 Einheiten (0,02 mm).

3. Beispiel. Auf die Länge von 123 Einheiten (1,57 mm) kommen 8 Strahlen mit der gesamten Breite von 47 Einheiten (0,60 mm). Die mittlere Breite beträgt 6 Einheiten (0,07 mm); der breiteste Strahl hat 11 Einheiten (0,14 mm), der schmälste 4,5 Einheiten (0,06 mm) Breite.

4. Beispiel. Die Länge von 111 Einheiten (1,42 mm) enthält 6 Strahlen mit der gesamten Breite von 40,5 Einheiten (0,52 mm). Die mittlere Breite des Strahles beträgt 6,7 Einheiten (0,08 mm); der breiteste misst 9,5 Einheiten (0,12 mm), der schmälste 3 Einheiten (0,03 mm).

Zieht man die Zahlen der vier Beispiele zusammen, so ergibt sich, dass die tangentiale Länge von 440 Einheiten (5,6 mm) 26 Markstrahlen mit einer gesamten Breite von 148,5 Einheiten (1,90 mm) führt. Auf

100 Einheiten der Länge kommen also 34 Einheiten Strahlenbreite, oder auf 1 mm tangentialer Länge im Durchschnitt 4,6 Markstrahlen. Die mittlere Breite des Strahles beträgt 5,7 Einheiten.

Soviel über die elementare Zusammensetzung des normalen Holzkörpers.

Der Holzkörper des hypertrophischen Stammes.

Wir gehen damit zur Erörterung des hypertrophischen Stammes über und legen hierbei die Verhältnisse zu Grunde, wie sie der basale Teil eines Stammes bot, der in seinem unteren Teile sehr kräftig verdickt war, in dem sich daher die Abweichungen stark ausgebildet hatten. Das Querschnittsbild dieses Objektes sieht man in Figur 15 auf Tafel XII. Der Holzkörper ist mächtig entwickelt und weist in seiner äusseren jüngeren Region die grössten Anomalien auf. Von ihrem Vorhandensein kann man sich schon makroskopisch überzeugen, wenn man den Stamm der Länge nach spaltet: die äusseren, nach der Operation entstandenen Schichten zeigen nicht wie die des normalen Stammes eine gerade, ebene, sondern mannigfach gebogene, unebene Bruchfläche. Die Anomalien selbst sind von zweierlei Art: sie zeigen sich erstens in der ganzen Zusammensetzung des Körpers, in dem quantitativen Verhältnis der parenchymatischen zu den prosenchymatischen Elementen, zweitens in der Gestalt der einzelnen Bestandteile. Wir richten den Blick zunächst auf den ersten Punkt und beginnen mit den

Markstrahlen.

Dem ersten Eindruck nach unterscheiden sich der normale und der hypertrophische Holzkörper, von der Stärke abgesehen, nur wenig von einander (vgl. die Querschnittsfiguren 4, 5 und 12 auf Tafel XIV); die nähere Untersuchung aber lässt sie als nicht unbeträchtlich verschieden erkennen. Aus Messungen ergibt sich, dass die gesamte Strahlenmasse im hypertrophischen Körper grösser ist, als im normalen. Die Messungen wurden in der eben für den normalen Stamm angegebenen Weise ausgeführt; die Schnitte entstammten derselben Höhe.

1. Beispiel. Auf die tangentiale Länge von 106 Einheiten (1,36 mm) kommen 7 Strahlen von 43 Einheiten Breite (0,55 mm). Die mittlere Breite des Strahles beträgt 6 Einheiten (0,07 mm). Der stärkste misst 9 Einheiten (0,11 mm), der schwächste 3 Einheiten (0,03 mm).

2. Beispiel. Die Strecke hat eine Länge von 100 Einheiten (1,28 mm). Darauf kommen 9 Strahlen von 41 Einheiten Breite (0,52 mm). Der

mittlere Durchmesser des Strahles beträgt 4,5 Einheiten (0,06 mm). Der breiteste hat 6 Einheiten (0,07 mm), der schmälste 2 Einheiten (0,03 mm) Breite.

3. Beispiel. Auf die Länge von 115 Einheiten (1,47 mm) kommen 9 Strahlen mit der gesamten Breite von 52,5 Einheiten (0,67 mm). Die mittlere Breite beträgt 6 Einheiten (0,07 mm). Der stärkste hat einen Durchmesser von 7 Einheiten (0,09 mm), der schwächste von 4,5 Einheiten (0,06 mm).

4. Beispiel. Die Länge von 110 Einheiten (1,41 mm) führt 10 Strahlen von 44 Einheiten (0,56 mm) Breite. Das Durchschnittsmass beträgt 4,4 Einheiten (0,06 mm). Der stärkste misst 7 Einheiten (0,09 mm), der schwächste 2 Einheiten (0,03 mm).

Die Messungen dieser vier Beispiele zusammengenommen liefern uns folgende Zahlen. Auf der tangentialen Länge von 431 Einheiten (5,5 mm) finden sich 35 Strahlen mit 180,5 Einheiten (2,31 mm) Breite. Auf 100 Einheiten der Länge kommen also 41,1 Einheiten Markstrahlenbreite. Die mittlere Breite des Strahles beträgt 5,2 Einheiten (0,066 mm). Auf 1 mm tangentialer Länge kommen also im Durchschnitt 6,3 Markstrahlen. Die Breite des Holzes steht demnach zu der der Markstrahlen im Verhältnis von 59:41 oder ungefähr von 60:40 oder von 6:4.

Stellt man nun diese Zahlenreihe mit der für den normalen Stamm gewonnenen zusammen, so folgt, dass im hypertrophischen Stamme die Parenchym-Bildung wesentlich gesteigert ist. Im normalen Stamme kommen auf 5,6 mm des Holzkörperumfanges 26 Markstrahlen, auf 1 mm also 4,6 Strahlen; im hypertrophischen finden sich dagegen auf 5,5 mm Umfang 35 Strahlen, auf 1 mm also 6,3 Strahlen. Das Verhältnis ist sonach fast wie 6:4. Die Breite der einzelnen Strahlen aber ist annähernd gleich: im normalen Stamme beträgt sie 0,073 mm, im hypertrophischen 0,066 mm.

Da die von den beiden Stämmen gemessenen Strecken verschiedenen Orten derselben Stammhöhe ohne Wahl entnommen wurden, so darf man annehmen, dass die gewonnenen Zahlen nicht sehr weit vom wahren Mittelwerte abweichen und als Näherungswerte brauchbar sind. Jedenfalls geht aus ihnen hervor, dass im hypertrophischen Stamme, wenn er in seinem basalen Teile stark wächst, die Bildung des Strahlen-Parenchyms gegenüber der der festen Elemente zunimmt. Der Vorgang, der im oberen Teile des Stammes so auffallend hervortritt, setzt sich, wenn auch in geringerem Masse, auf die basale, feste Region fort.

Wächst somit das Strahlengewebe im hypertrophischen Stamme an Masse, so nimmt dagegen die Höhe der Zellen ab. Dies zeigt deutlich die Vergleichung der Figur 15 auf Tafel XIV, die einen tangentialen Längenschnitt darstellt, mit der entsprechenden Figur 11 auf Tafel XII, dem normalen Stamme angehörend. Man sieht, dass die beiden Zellenformen, die hohen und die niedrigen, abnehmen. Zu jenen ist zu bemerken, dass sie im hypertrophischen Organ im ganzen mehr am Rande, als in der Mitte der Strahlen vorkommen. Mit den tangentialen Längenschnitten stimmen, was kaum gesagt zu werden braucht, die radialen überein (Taf. XIV, Fig. 6), ebenso die radial gerichteten Gewebeplatten, die sich aus maceriertem Materiale freilegen lassen. Diese sind besonders lehrreich. Sie zeigen nämlich, dass in den Strahlen des hypertrophischen Stammes nicht selten unregelmässig verlaufende Wände vorkommen, die man im normalen Holze nicht beobachtete. Die Grössenverhältnisse zu bestimmen, wurde nicht unternommen, jedoch gelegentlich Messungen an den erwähnten, durch Maceration erhaltenen Platten ausgeführt, deren Ergebnisse hier eingeschaltet werden mögen. Die Höhe von je 6 übereinander stehenden Reihen von Markstrahlenzellen betrug in Millimeter-Einheiten bei 140facher Vergrösserung:

1. Beispiel im normalen Stamme 55 Einheiten
   im hypertrophischen Stamme 34 „
2. Beispiel im normalen Stamme 50 „
   im hypertrophischen Stamme 32 „

Die Zahlen im ersten Beispiel verhalten sich wie 100 : 61,8, im zweiten wie 100 : 64. Wie wir bald sehen werden, ist dies ungefähr das Verhältnis, das zwischen den Gefässen und Holzzellen der beiden Stämme besteht.

Nunmehr fassen wir die übrigen Teile des Holzkörpers ins Auge.

Die Gefässe.

Was zunächst die Form anlangt, so hat ein grosser Teil regelmässig zylindrische Gestalt; sehr häufig aber begegnet man Elementen mit mehr oder minder abweichendem Bau. Eine Reihe von solchen geben unsere Figuren 18 und 21 auf Tafel XIII und 10, 17, 19, 24, 25 und 30 auf Tafel XIV *w*, die keiner näheren Erläuterung bedürfen. Vor allem auffallend ist die manchmal vorkommende Verschiebung der Durchbrechungen auf die Längenseiten, ein Umstand, der damit zusammenhängt, dass die Gefässreihen oft wellig oder unregelmässig ge-

bogen sind, und dabei die einzelnen Elemente aus den Reihen hervortreten. Die Figuren 19 und 25 Tafel XIV zeigen besonders abweichende Gestalten; an der einen hat sich ein eigentümlicher schnabelartiger Fortsatz gebildet.

Um die Länge und Breite der Gefässe näherungsweise zu bestimmen, wurden Messungen an maceriertem Material ausgeführt, das den äusseren Teilen der Holzkörper zweier grosser Stämme in der Höhe von 30 cm über dem Boden entnommen war.

1) 23 Gefässe wiesen folgende Grössen auf:
   Mittlere Länge 180 μ; das längste mass 280 μ, das kürzeste 100 μ.
   Mittlere Weite: 70 μ; die grösste Weite betrug 120 μ, die geringste 30 μ.
2) 20 Gefässe, einer anderen Stelle entnommen, zeigten folgende Zahlen:
   Mittlere Länge: 160 μ; grösste Länge 250 μ; geringste 70 μ.
   Mittlere Weite: 100 μ; grösste Weite 250 μ; geringste Weite 70 μ.
3) 42 Gefässe, dem Holzkörper einer anderen Pflanze entstammend, ergaben bei der Messung die Grössen:
   Mittlere Länge 120 μ; grösste Länge 310 μ; geringste Länge 40 μ.
   Mittlere Weite 80 μ; das weiteste mass 120 μ, das schmalste 30 μ.

Die Zahlen der dritten Reihe weichen von den der beiden ersten etwas ab. Der Unterschied deutet auf individuelle Verschiedenheiten unter den Objekten hin, die man bei pathologisch gebauten Körpern wohl erwarten darf. Addiert man die sämtlichen Zahlen der drei Reihen und berechnet dann die Mittelwerte, so ergibt sich für alle 85 Gefässe die Länge von 150 μ, die Weite von 80 μ. Wie wir früher fanden, haben im normalen Stamme die Gefässe eine mittlere Länge von 250 μ, eine Weite von 100 μ. Hiernach steht die Länge der Gefässe des normalen Stammes zur Länge der Gefässe des hypertrophischen Körpers im Verhältnis von 10:6; die Weite der Gefässe des ersten Stammes zur Weite der Gefässe des zweiten im Verhältnis von 10:8. Im normalen Stamme sind die Gefässe fast doppelt so lang, aber nur um $^1/_5$ weiter, als im hypertrophischen; das Volum des einzelnen Gefässes ist dort also ungefähr halb so gross wie hier.

An die letzten Messungen anknüpfend, hätte man die weitere Aufgabe stellen können, zu bestimmen, wie gross das Gefäss-Areal auf der Flächeneinheit des Querschnittes der beiden Stämme ist; eine Aufgabe, die nach bekannter Methode zu lösen wäre. Die Untersuchung wurde

unterlassen, da die Kenntnis der fraglichen Grössen für unsern nächsten Zweck nicht notwendig war. Doch sei erwähnt, dass die Vergleichung der Querschnitte keinen Zweifel darüber liess, dass das Gefäss-Areal im hypertrophischen Stamme kleiner ist, als im normalen.

Mit den Tracheiden wurden keine Messungen ausgeführt, da sie, wie früher angegeben, nicht häufig sind. Ob sie im hypertrophischen Stamme in anderer Zahl auftreten, als im normalen, wurde nicht untersucht. Wie die Gefässe und Holzzellen können sie anomale Formen annehmen, von denen auf Tafel XIV in den Figuren 8, 22 und 7 drei dargestellt sind.

Die Holzzellen.

Schon unter den Gefässen fanden wir mancherlei von den gewöhnlichen abweichende Formen; auffallender noch sind die anomalen Gestalten, die man unter den Holzzellen wahrnimmt. Ihre Mehrzahl unterscheidet sich zwar, wenn man von der Länge absieht, von den regelmässigen Fasern nicht, eine nicht unbedeutende Minderzahl aber entwickelt sich in ungewöhnlicher, teilweise seltsamer Weise. Unsere Figuren 1, 2, 9, 11, 13, 16, 23 auf Tafel XIV geben die Bilder einer Reihe solcher Elemente wieder. Sehr verbreitet sind einfach oder S-förmig gebogene Gestalten; manche haben eigentümlich gabelförmig ausgebildete (Taf. XIV, Fig. 28) oder mit Auswüchsen versehene Enden. Mitunter gewahrt man verzweigte Fasern von merkwürdigem Aussehen (Fig. 13 und 16). Der Querdurchmesser ist sehr ungleich, manchmal in der Mitte eng und an den Enden erweitert. Die Wanddicken sind im ganzen, wie die Vergleichung der Figur 20, Tafel XIV mit Figur 8, Tafel XIII zeigt, geringer, als an den normalen Fasern.

Messungen lehren, dass die Holzzellen des hypertrophischen Stammes, wie seine Gefässe, kürzer sind, als die des normalen. Die alsbald mitzuteilenden Bestimmungen wurden an maceriertem Materiale gemacht, das der äusseren Holz-Region dreier Stämme in der Höhe von 30 cm über dem Boden entnommen worden war. Die Bemerkung, dass zu den Messungen nur solche Elemente benutzt wurden, die in der Form von den normalen nicht abwichen, könnte fast überflüssig erscheinen.

1) 24 Holzzellen hatten eine mittlere Länge von 480 μ. Die längste mass 680 μ, die kürzeste 370 μ.
2) 42 Holzzellen wiesen eine mittlere Länge von 490 μ auf. Die grösste Länge betrug 660 μ, die geringste 276 μ.

3) 24 Holzzellen hatten eine mittlere Länge von 520 μ. Die längste mass 700 μ, die kürzeste 340 μ.

Die Zahlen der drei Gruppen stimmen so gut überein, dass man auf Grund der 90 Messungen als mittlere Länge der Holzzellen der bezeichneten hypertrophischen Stämme 500 μ angeben kann.

Betrachten wir diese Zahlen als brauchbare Näherungswerte, so ergibt sich zwischen der Länge der Holzzellen des normalen Stammes und der der Holzzellen des hypertrophischen Körpers ein Verhältnis, das durch die Zahlen 10:7 (genau 10:6,9) ausgedrückt wird. Bei den Gefässen fanden wir das Verhältnis 10:6. Die beiden Verhältnisse weichen so wenig von einander ab, dass man annehmen darf, sie würden sich als völlig gleich herausstellen, wenn man eine grössere Zahl von Messungen ausführte. Man kann also getrost sagen, Gefässe und Holzzellen erfahren in dem hypertrophischen Stamme, der stark in seinem unteren Teile wächst, eine fast gleich grosse Verkürzung.

Wie die genannten beiden Elemente werden sich auch die Holzparenchym-Zellen und die kurzen Uebergangsformen zum derbwandigen Parenchym verhalten. Messungen wurden an ihnen nicht ausgeführt, doch ersieht man aus den Figuren 3 und 18, Tafel XIV, zu denen die Figuren 27 und 29 gerechnet werden dürfen, dass auch unter ihnen anomale Gestalten auftreten. Da, wo diese aber vorhanden, werden — so dürfen wir aus den an Gefässen und Holzzellen erworbenen Erfahrungen schliessen — die sämtlichen Elemente geringere Länge erreichen als im normalen Stamme. Ist diese Annahme, woran wir nicht zweifeln, richtig, so folgt ganz allgemein, dass alle prosenchymatischen und ein Teil der parenchymatischen Elemente unserer hypertrophischen Stämme in ihrem Längenwachstum gehemmt werden. Denn um eine Hemmung handelt es sich offenbar. Die Zellen sind bestrebt, ihre normale Länge zu erreichen, werden daran aber verhindert und nehmen infolgedessen die mannigfach gebogenen Gestalten an.

Die geschilderten Störungen im histologischen Bau der am Blühen verhinderten Helianthus-Stengel erinnern an ähnliche Vorgänge, die wir früher an holzigen Pflanzen beobachtet haben. Fügt man einem Cydonia-, Weiden- oder anderen Zweige durch Transplantation einen Rindenring in verkehrter Stellung ein, so bilden sich in dem Ringe und in dem Zweigstücke unter und über ihm mannigfach anomal gestaltete Gefässe, Tracheiden, Holzzellen u. s. w., die den in den Sonnenblumenstämmen auf-

tretenden sehr ähnlich sind. Man vergleiche die Tafeln X und XI unserer Arbeit über Transplantation. Ebenso steigt in jenen Objekten die Bildung des Parenchyms gegenüber der der prosenchymatischen Elemente. Die Störung in den polaren Verhältnissen der Achse wirkt also in ähnlicher Weise auf die innere Gestaltung, wie die Unterdrückung des Blühens und aller Seitensprossbildung überhaupt. Im einen wie im andern Falle handelt es sich demnach um eine Hemmung im Wachstum, deren Natur uns unbekannt ist und deren Ursachen in den beiden Fällen wahrscheinlich sehr verschieden sind. Besonders zu beachten ist der Umstand, dass die innere Störung sich auf weite Strecken, vor allem auf Internodien fortsetzt, die ihr Längenwachstum längst beendet haben.

Wie im experimentellen Teile angegeben, nimmt auch die Wurzel der hypertrophischen Pflanze in den Stämmen, die sich hauptsächlich in ihren unteren Regionen verdicken, abnorm an Umfang zu. Die Betrachtung des äusseren Holzes im oberen Teile der Hauptwurzel liess schliessen, dass die Störungen im Gewebe sich auch auf sie fortsetzen; eine genaue Analyse an maceriertem Material wurde jedoch nicht vorgenommen.

Das Blatt.

Schliesslich haben wir noch einen Blick auf das Blatt zu werfen. Die Fläche verhält sich ähnlich, wie die des Kohlrabi- und Wirsing-Blattes, doch wächst sie weniger in die Dicke, als diese. Das Pallisaden-Parenchym streckt sich in beträchtlich geringerem Masse und ebenso nimmt das Schwammgewebe weniger an Umfang zu; in jenem gewahrt man hier und da tangentiale Wände, und weiter vergrössern sich einzelne oder kleine Gruppen von seinen Elementen parallel zur Fläche. In den Nerven wachsen besonders die Parenchym-Zellen auf der Oberseite der Bündel und — in den stärkeren Nerven — die zwischen den Strängen liegenden, ein Vorgang, mit dem eine entsprechende Vergrösserung der Collenchym- und Epidermis-Elemente Hand in Hand geht.

Im Stiel haben die Bündel bekanntlich halbmondförmige Anordnung. Auf den beiden Seiten des starken Median-Stranges liegen zwei oder drei kleine Bündel; auf diese folgt je ein grosses und daran schliessen sich wieder je 2—4 kleine. Alle diese Bündel haben collateralen Bau und normale Orientierung ihrer Teile. Ausser ihnen finden sich auf der Innenseite des medianen Stranges noch je ein oder zwei

kleine Bündel, die ebenfalls collateral gebaut, aber ungleich gelagert sind; ihr Gefässteil ist bald nach oben, bald seitwärts gerichtet.

In dem hypertrophischen Stiel wächst nun das gesamte Parenchym, vor allem das die Bündel umgebende, durch Volum-Vergrösserung und durch Teilung der Zellen. Ferner wachsen die Bündel, wie es scheint, in allen überhaupt noch entwickelungsfähigen Elementen; besonders nehmen Grösse und Zahl der dünnwandigen Zellen innerhalb des primären Gefässteiles zu, sodass die mechanischen Belege, die die Bündel nach innen abschliessen, erheblich von den Gefässen entfernt werden.

Dieser Zunahme des inneren Gewebes entspricht das Wachstum des Collenchym-Mantels, hauptsächlich entwickeln sich seine Elemente an den beiden Flanken. Doch wird der Raum für die Vergrösserung des inneren Gewebes teilweise dadurch geschaffen, dass Parenchym-Zellenlagen unter dem Collenchym, ferner Parenchym-Platten in der Mitte zwischen den Bündeln zerstört werden.

So der Stiel im grösseren Teile seiner Länge. An seiner Ansatzstelle verbreitert er sich, wie früher beschrieben, beträchtlich. In Blättern, die zur Zeit der Operation schon fester gebaut waren, begegnet man ähnlichen Verhältnissen, wie den eben beschriebenen, nur mit dem Unterschiede, dass die Stränge überhaupt, hauptsächlich ihre Holzteile, umfangreicher werden. Anders verhalten sich die oberen, zur Zeit der Operation noch jungen Blätter. In ihnen wächst das gesamte parenchymatische Gewebe, am stärksten das der Unterseite. Der Querschnitt zeigt lebhafte Teilung in allen Zellen, ja hier auch im Collenchym, dessen Elemente sich zunächst vergrössern, wobei die Wanddicken nicht entsprechend zunehmen, und dann teilen. Durch das ausserordentliche Wachstum aller dieser Zellenformen entstehen die mächtigen Ansatzstellen, die man an den grossen Blättern beobachtet. In dem Parenchym liegen die drei, aus der Vereinigung aller im Stiel vorhandenen Bündel hervorgegangenen Blattspurstränge. Auch sie wachsen abnorm stark und gewähren ein Bild, das durch seine Parenchym-Strahlen an die grossen, früher beschriebenen Stränge im oberen Stammteile erinnert.

Die eben erörterten Verhältnisse bleiben erhalten bis zur Zersetzung des ganzen Körpers.

Phyllocactus.

Der Querschnitt durch einen der im experimentellen Teile besprochenen abnorm verdickten Sprosse zeigt, dass das gesamte Paren-

chym durch Vergrösserung aller Zellen bedeutend gewachsen ist. Teilungen sind nur sparsam aufgetreten und zwar nur in den äusseren, unter dem Hypoderma gelegenen Schichten; besonders beobachtet man sie in Trieben, die zur Zeit der Operation noch jung waren. Das Mass der Zunahme des ganzen Körpers ergibt sich aus den Figuren 18, 19 und 23, Tafel XI und Figur 12, Tafel XII. An dem Wachstum beteiligen sich, wie erwähnt, alle Parenchym-Zellen, darunter auch die grossen Schleimzellen, die nun zu mächtigen Bildungen werden; ferner die Oxalatkristalle führenden Elemente, die ebenso an Umfang zunehmen, wie ihre Einschlüsse; diese gestalten sich zu grossen Drusen. In der ersten Zeit halten auch das hypodermale Gewebe und die Epidermis mit dem inneren Gewebe in der Entwickelung gleichen Schritt. Später aber wird zunächst die Epidermis, weiterhin aber auch das Hypoderm durch Kork ersetzt. An den mehrjährigen Sprossen, die ganz mit einem braunen Korkmantel überzogen sind, gewahrt man auf dem Querschnitt mit einander abwechselnde Schichten von dünn- und derbwandigen Zellen; diese sind von sklerenchymatischem Bau und haben schmal tafelförmige Gestalt mit gerader innerer und gebogener äusserer Wand.

Sehr charakteristisch ist das Verhalten des Holzkörpers, dessen Wachstum durch die Trennung des Sprosses von der Mutterpflanze plötzlich unterbrochen wurde. Er nimmt es, nachdem der Trieb sich bewurzelt, wieder auf, erzeugt nun aber keine festen Holzzellen mehr. Statt ihrer entstehen zartwandige, verlängerte Zellen, zwischen denen Gefässe auftreten. Diese selbst sind von anderem Bau, als die zuerst im normalen Holze entstandenen. Sie haben im Querschnitt tangential verlängerte Gestalt (Taf. XI, Fig. 14), elliptischen oder fast rechteckigen Umriss und verhältnismässig dünne Wände; ihre Tüpfel sind spalten- oder leiterförmig. Sie bilden, wenn die Wachstumsstörung im Stamm andauert, in jedem Bündel je nach dessen Stärke eine, zwei oder drei mehr oder minder regelmässige Reihen, die bald geraden, bald schwach gebogenen Verlauf haben (Taf. XII, Fig. 1. Hier gibt die Längsstrichelung wieder den primären festen Teil des Holzkörpers an, darunter die Reihe kleiner Gefässe). Die normalen Gefässe dagegen sind durchschnittlich grösser, von rundlicher Form und mit kräftigeren Wänden versehen (Taf. XI, Fig. 13); sie treten im Holzkörper zwar auch in kurzen Reihen auf, sind aber im ganzen regellos verteilt. — Im normalen Körper liegen die Holzzellen meist in regelmässigen Reihen, doch können sie, offenbar infolge ungleichmässiger Streckung der Enden,

auch ordnungslos gelagert sein. Die an Stelle der Holzzellen im anomalen Körper erzeugten dünnwandigen Elemente bilden in der mittleren, der gefässführenden, Region radiale Reihen; sie haben hier auf dem Querschnitt die tangential verlängerte Gestalt der Gefässe (Taf. XI, Fig. 14); nach den Markstrahlen hin verlieren sie diese Form, werden meist isodiametrisch und sind weniger streng geordnet. Ihre Wände sind im inneren Teile des Bündels fast stets gleichförmig zartwandig, im äusseren dagegen verdicken sie sich oft auf eine unregelmässige Weise, die an gewisse Collenchym-Bildungen erinnert. Nur vereinzelt sieht man Gruppen von Zellen mit solchen Wänden auch in der inneren Region auftreten. — Den Holzzellen ähnlich verhalten sich die Zellen der Markstrahlen. Unter normalen Verhältnissen entwickeln sie kräftige Wände und erhalten quadratischen Umriss. Die nach der Operation entstehenden sind dünnwandig, bewahren aber anfangs noch die Form der normalen Elemente. Weiter nach aussen verbreitern sich die Strahlen allmählich und dabei verändern die Zellen ihre Gestalt: sie werden in tangentialer Richtung breiter, in radialer auf Grund lebhafter Teilung schmäler.

Wie der Gefässteil, wächst auch der Siebteil, im ganzen jedoch geringer als jener. Es gehen fortwährend aus dem Cambium die bekannten Elemente hervor, Siebröhren nebst den sie begleitenden Zellenformen. Gewöhnlich bilden diese Siebteile schmale, in die Verlängerung der Gefässzüge fallende Streifen (Taf. XII, Fig. 1, der matt getönte Teil), die durch breite Strahlen zartwandiger Zellen getrennt sind. In den älteren Teilen verdicken sich die Wände, wie im normalen Bündel, in unregelmässig collenchymatischer Art. Hartbast-Elemente werden nicht erzeugt. Die beim Beginn des Versuches vorhandenen Bündel bewahren, soweit beobachtet, unverändert ihre Beschaffenheit.

Aber nicht bloss die Stränge des normalen Holzkörpers, auch die der Rinde nehmen infolge der Operation mehr oder minder, teilweise ausserordentlich, an Umfang zu. Am stärksten wachsen die Bündel der Achselsprosse, ausser ihnen aber zahlreiche andere, darunter auch auf den Schmalseiten des Körpers liegende. Ob alle Rindenstränge sich vergrössern, konnte nicht bestimmt festgestellt werden. Doch darf man als wahrscheinlich annehmen, dass es geschieht; auch an den kleinen gewahrt man Wände, deren Eigenschaften den Schluss gestatten, dass sie erst kürzlich entstanden seien. — Die Art des Wachstums der Rindenbündel ist der im grossen Holzkörper beobachteten ähnlich. Im Xylem-Teil entstehen Gefässe vom Bau der dort erzeugten und dünnwandige

Elemente, im Phloem die normalen Bestandteile. In diesem werden die älteren Zellengruppen, vermutlich infolge Raummangels, zerdrückt; man sieht an ihrem Orte collabierte Elemente mit mannigfach gewundenen, collenchymatisch verdickten Wänden.

Wie sich in dem grossen Holzkörper dieser Sprosse das normale Wachstum wieder herbeiführen lässt, wird im folgenden Abschnitte gezeigt werden.

Rückblick und allgemeine Erörterung.

Auf die im Vorstehenden gegebene Beschreibung des histologischen Baues von vier hypertrophischen Pflanzen dürfen wir uns hier beschränken. Die behandelten, sehr verschiedenen Beispiele werden genügen, die wesentlichen, auf die Operationen folgenden inneren Veränderungen ans Licht zu stellen. Wir wollen nunmehr einen vergleichenden Rückblick auf die im letzten Abschnitte mitgeteilten Tatsachen werfen und daran einige allgemeine Betrachtungen knüpfen.

Die Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit hat in allen Fällen eine bedeutende Störung des vegetativen Wachstums zur Folge. Stamm, Blätter und Wurzel nehmen stets mehr oder minder, teilweise gewaltig, an Umfang zu. Die Vergrösserung kann sich dabei gleichmässig über den ganzen Körper erstrecken, wie bei Phyllocactus; oder sie kann örtlich gesteigert sein, so gewöhnlich bei der Sonnenblume, dem Wirsing, bei Ricinus und vor allen beim Kohlrabi.

Die Vergrösserung der Organe beruht entweder nur auf Volum-Zunahme oder auf Wachstum ihrer Elemente, das mit Teilung verbunden ist. Im ersten Falle, der hauptsächlich am Parenchym der Blätter der verschiedenen Arten und im Stamme des Phyllocactus beobachtet wird, liegt einfache Hypertrophie, im zweiten Hyperplasie oder Heteroplasie vor.

Die Zunahme der mit Dickenwachstum versehenen Organe verläuft anomal. Es verändert sich erstens das Verhältnis im Wachstum der verschiedenen Regionen unter einander. So nimmt im Stamm der Sonnenblume die Rinde relativ stärker zu, als der Holzkörper; in diesem wächst der Durchmesser des Weichbastes abnorm gegenüber dem des Holzteiles, und im Bündel entwickeln sich die Strahlen verhältnismässig stärker, als die dazwischen liegenden Teile. — Zweitens verändert sich der innere Bau des Zuwachses in den verschiedenen Regionen. Im Holzteile bilden sich entweder keine Libriform-Fasern mehr und es

entstehen an ihrer Stelle dünnwandige Elemente, so bei Phyllocactus und beim Wirsing; oder es werden Holzzellen erzeugt, allein sie haben anomale Länge und oft auch anomale Gestalt, so bei der Sonnenblume in ihrem unteren hypertrophisch verdickten Stammteile. Gefässe werden auch nach der Operation stets noch angelegt, ihre Länge und Weite aber und häufig auch die Gestalt weichen von der normalen ab. Alle diese anomalen Formen aber stellen lediglich Umbildungen der gewöhnlichen Gestalten dar. Nur in den Blattkissen des Kohlrabi treten Idioblasten auf, die als neu zu bezeichnen sind. Sie nehmen daher eine eigene Stellung ein. Dazu kommt noch ein weiteres.

Bei den beschriebenen Veränderungen bleibt die typische Natur der Bündel, ihr collateraler Bau, im Stamm und in der Wurzel fast aller untersuchten Formen erhalten, nur die Blattkissen und die Wurzel des Wirsings und ganz besonders die des Kohlrabi weichen auch darin ab.

Was zunächst den Wirsing anlangt, so bildet er im stark entwickelten Stammweichbast sklerenchymatische Idioblasten, wie sie in der normalen Pflanze an diesen Orten niemals auftreten. Ihnen ähnliche Gestalten findet man zwar in der Rinde und an der Eintrittsstelle der Bündel in den Holzkörper, aber diese sind weniger auffallend gestaltet, als jene. Weit wichtiger ist, dass sowohl in den stark sich vergrössernden Bündelkörpern des Blattkissens, wie in den fleischig verdickten Wurzeln im anomal erzeugten Parenchym des Holzteiles konzentrische Bündel entstehen können, die kleinen Markssträngen des Kohlrabi ähnlich sind. Da solche Bildungen in der normalen Pflanze nicht vorkommen, so liegt hier eine wirkliche Neubildung vor.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten des Kohlrabi. An ihm wachsen die Internodial-Teile des Stammes im allgemeinen nur wenig, wohl aber schwellen seine Blattkissen zu eigentümlichen Körpern, zu Tumoren, an, deren Bau durchaus anomal ist. An ihrer Bildung sind in bedeutender Weise sowohl die kleinen Bündelgruppen, als das sie umgebende Parenchym beteiligt. Dieses erzeugt in grosser Zahl Sklerenchym-Zellen von teils normaler, teils mehr oder weniger abweichender Gestalt. Unter den anomalen Elementen erinnert die Mehrzahl an Formen, die auch in der älteren unverletzten Pflanze und noch mehr unter Wundflächen entstehen. Zuweilen aber treten Gestalten auf, wie man sie sonst nirgends beobachtet, die dem Kissen-Parenchym eigentümlich sind. Ausserdem bringt das Parenchym Gruppen sekundärer

kurzer Bastzellen hervor, wie sie wohl in der Knollenrinde auftreten können, in der Rinde der dünnen Stammteile aber nie beobachtet wurden.

Die Bündelkörper können sich unter Bewahrung ihrer Gestalt durch die Tätigkeit des Cambiums einfach vergrössern oder gänzlich anomale Wachstumsbahnen einschlagen. An den nicht ringsum geschlossenen Körpern entstehen Cambium-Falten, die vom normalen Cambium ausgehen, sich bis ins Innere der Gruppe fortsetzen und hier mannigfaltige Figuren bilden. Sodann kann eine Bündelgruppe in einzelne, durch Cambium-Platten ganz oder teilweise umgrenzte Teile zerfallen, weiter jeder Strang sich zu einem eigenen kleinen, ringsum mit Cambium versehenen Körper gestalten, ja endlich können einzelne Gefässreihen eines Bündels mit den sie umgebenden zartwandigen Elementen sich mit einem Cambium-Mantel umgeben.

Diese Cambium-Falten, -Platten und -Ringe erzeugen ihre Produkte nach Art der collateralen Stränge: sie bilden stets auf der Aussenseite der Körper die Elemente des Weichbastes, nach innen Gefässe, wenn es überhaupt zu deren Bildung kommt. Um die Verwickelung zu vollenden, treten endlich noch im zartwandigen Gewebe des Zentrums der Bündelkörper, in dem der Gefässteile der Stränge und in den Strahlen zwischen diesen kleine konzentrische Bündel vom Bau der im Marke der Knolle vorkommenden auf. Sie können in geringer, aber auch in sehr bedeutender Zahl entstehen; niemals aber gehen sie über die durch das normale Cambium bezeichnete Grenze hinaus, niemals beobachtet man sie im Weichbast oder in den dünnwandigen Baststrahlen, auch wenn diese sehr breit sind.

Wir gewahren hier sonach eine merkwürdige Tatsache: im Gewebe collateraler Bündel und in den dazu gehörenden Strahlen entsteht erstens Cambium, dessen Produkte wieder collateral geordnet sind, zweitens bilden sich darin konzentrische Stränge mit durchaus verschiedener Lagerung ihrer Elemente. Diese Fähigkeit des Gewebes, auf engem Raume neben einander die beiden Strang-Typen zu erzeugen, ist ungemein auffallend. Früher, beim Studium der Wundgewebe, fanden wir, dass aus dem normal nur konzentrische Bündel bildenden Knollenmark an Wundflächen Cambium-Platten mit kleinen, collateral gebauten Strängen entstehen, dass also auch das Mark die beiden Bündelformen hervorbringen kann. Allein dort halten sich die beiderlei Bildungen getrennt und das regenerierte Cambium mit seinen collateral geordneten Produkten ist stets an die Oberfläche gebunden. Hier dagegen finden

sich die beiden Typen dicht neben einander, der eine entsteht häufig sogar im anderen.

Die Regel, dass das Cambium sich unter Oberflächen bilde, in gewissem Sinne durch diese bedingt sei, hat, wie in dem Abschnitte über Regeneration der Gewebe ausgeführt wurde, sowohl für unversehrte, als auch für verletzte Körper eine verhältnismässig weite Geltung. Hier aber lässt sie uns völlig im Stich. Sie gilt nicht für die Cambium-Mäntel der Markbündel, noch weniger für die mannigfaltigen Figuren, die dieses Meristem in unseren Blattkissen bildet. Hier entsteht es an Bündeln, um Bündel und in Bündeln nach eigenen uns unbekannten Gesetzen, unabhängig von jeder Oberfläche. Daraus ergibt sich der sehr bedingte Wert des „Gesetzes der freien Oberflächen" („loi des surfaces libres"), soweit es sich um den Ort des Cambiums handelt.

In den wachsenden Bündeln der Blattkissen werden in den Gefässteilen keine Holzzellen gebildet, sondern an ihrer Stelle nur zartwandige Elemente und ausser diesen Gefässe. Der Weichbast dagegen bringt ausser den bekannten Elementen ganz eigenartige, teilweise mit hyphenartigen Fortsätzen versehene Idioblasten hervor, die in der normalen Pflanze nicht vorkommen; in ihr ist der Siebteil stets frei von sklerenchymatischen Zellen.

Das Kissen erzeugt demnach im Parenchym sowohl als im Phloem eine Fülle auffallend gestalteter Idioblasten. Wir fanden bei vergleichender Untersuchung, dass auch in der normalen Pflanze im Marke des oberen Stammteiles und der Knolle, ferner in der Collenchymregion und im Phelloderm der Rinde und an der Eintrittsstelle der Bündel in den Stamm mancherlei ungewöhnliche Zellenformen entstehen. Weiter beobachteten wir solche Gestalten unter der Oberfläche des Wundgewebes, hier im ganzen reichlicher und mannigfaltiger, als in der unverletzten Pflanze. Den Gipfelpunkt in dieser Hinsicht nun bilden die grossen Blattkissen. Sie überragen in der Erzeugung anomal gebauter Zellengestalten sowohl quantitativ wie qualitativ alle andern Orte.

Wir glauben nicht unterlassen zu sollen, an diesem Orte einen vergleichenden Blick auf tierische Geschwülste zu werfen. Zellenformen von so anomaler Gestalt, wie sie in den Kohlrabi-Tumoren auftreten, sind, soweit uns bekannt, in ihnen nicht beobachtet worden[1]). Wohl

1) *Ziegler, E.*, Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der pathologischen Anatomie. 11. Aufl. I. Bd. Jena 1905. S. 298, 305, 306. S. ferner *Marchand, F.*, Der Prozess der Wundheilung u. s. w. S. 132—134.

entstehen in manchen die sogenannten Riesenzellen, die teils durch Verschmelzung von Zellen, teils dadurch zustande kommen, dass die Teilung des Plasmas nach der Kernteilung unterbleibt. Von den normalen Zellenformen unterscheiden sich diese Elemente hauptsächlich durch die Grösse, nicht aber durch die Gestalt. Die Idioblasten in den Kohlrabi-Tumoren dagegen zeichnen sich teilweise vor den normalen Zellen zwar auch durch bedeutenden Umfang aus, ungleich mehr aber noch durch ihre abweichenden Formen.

Eine wichtige Uebereinstimmung jedoch besteht zwischen den wuchernden Zellen der Binde-Substanzen in tierischen Geschwülsten und den Elementen des Rinden-Parenchyms der Kohlrabi-Tumoren: sie sind stets grösser und inhaltsreicher, als die im ganzen ärmeren Zellen des ruhenden normalen Gewebes.

Wir fanden, dass in der jungen Kohlrabi-Pflanze der ganze Körper in seiner Zusammensetzung als eine geschlossene Einheit auftritt, dass die einzelnen Gewebe aus gleichartigen Elementen mit fast lückenlosem Zusammenhange gebildet werden, dass die Zelle unter der Herrschaft des Ganzen steht. — Anders die alternde Pflanze. In ihr zeigen zahlreiche Elemente an verschiedenen Orten, besonders im Marke, eine Gestaltung, die offenbar in eigenen Bahnen verläuft, über die das Ganze nur bedingte oder keine Herrschaft ausübt; der Zusammenhang unter den Elementen des Individuums erscheint gelockert.

Noch viel selbständiger tritt die Zelle in unseren Blattkissen-Tumoren auf. Wie der ganze Körper ausserhalb des normalen Geschehens entsteht, so entzieht sich auch eine grosse Zahl der Elemente, aus denen er sich aufbaut, dem festen Gefüge und schlägt individuelle Wachstumsbahnen ein. Die Idioblasten verraten deutlich, dass die Zelle hier dem Ganzen gegenüber unabhängiger auftritt, als im normalen Individuum.

Die Anschwellungen der Blattkissen des Kohlrabi haben wir als Geschwülste, als Tumoren bezeichnet. Bekanntlich ist die Definition dieser Bildungen schwierig. *Ribbert*[1]) versucht sie in folgenden Worten zu geben: „Geschwülste sind in sich abgeschlossene, vom Organismus in ihrer Ernährung abhängige, sonst in hohem Masse, manchmal ganz unabhängige Neubildungen von Geweben, die mit denen des normalen Körpers mehr oder weniger, niemals ganz, übereinstimmen und keinen definitiven Abschluss ihres Wachstums erreichen." Diese Definition passt

1) *Ribbert, H.*, Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der allgemeinen pathologischen Anatomie. Leipzig 1901. S. 428.

auf unsere Bildungen durchaus. Vor allem entsprechen sie der Forderung, auf die *Cohnheim*[1]) besonderen Nachdruck legt, dass „ihre Gewebezunahme vom morphologisch-anatomischen Typus der Lokalität verschieden ist". Ihr ganzes Wachstum, ihre Gewebebildung weichen gänzlich vom Normalen ab.

Aehnlich sind die Verhältnisse bei der Sonnenblume und beim Wirsing: auch ihre Blattkissen und weiter die Blattgründe entwickeln sich in ausserordentlichem Masse, allein das anomale Wachstum beschränkt sich nicht auf bestimmt umschriebene Stellen, sondern ergreift in weiter Ausdehnung Stengel und Blatt und es passt daher die Bezeichnung Tumor für sie nicht. Bei der Sonnenblume könnte man zwar den ganzen mächtig angeschwollenen Stammteil e i n e Geschwulst nennen. In beiden Pflanzen ist die histologische Gestaltung atypisch, beim Wirsing sogar in hohem Grade. Diese innere Aehnlichkeit der drei Pflanzen verglichen mit der äusseren Verschiedenheit zeigt wieder deutlich, wie schwierig es auf diesem und verwandten Gebieten ist, befriedigende Definitionen zu geben.

Damit gelangen wir zur Aetiologie unsrer Bildungen.

An dem vorhin angegebenen Orte in *Cohnheims*[2]) Pathologie liest man den Satz: „Wenn es aber irgend ein Kapitel in unserer Wissenschaft gibt, das in tiefes Dunkel gehüllt ist, so ist dies die Aetiologie der Geschwülste. An Hypothesen freilich fehlt es nicht" u. s. w. Die Durchsicht der neuesten Literatur lehrt, dass der Ausspruch *Cohnheims* auch noch für die Gegenwart gilt. Soweit wir zu sehen vermögen, ist noch für keine der zahlreichen Geschwulstformen in exakter Weise festgestellt, durch welche Ursachen sie hervorgerufen wird.

Was nun die uns beschäftigende Geschwulst und die geschwulstartigen Bildungen anlangt, so sind wir in günstigerer Lage, wenngleich auch hier noch der ungelösten Fragen genug übrig bleiben.

Von den Operationen, die wir an den verschiedenen Körpern ausführten, kann man allgemein sagen, dass sie in zweierlei Weise auf deren System einwirken. Sie bedeuten erstens eine Störung der Symmetrie, des morphotischen Gleichgewichts unter den Teilen des Organismus; zweitens greifen sie in die Ernährungsverhältnisse, in den Stoffwechsel und die Stoffwanderung, ein.

1) *Cohnheim*, *J.*, Vorlesungen über allgemeine Pathologie. I. Band. Berlin 1877. S. 630.

2) a. a. O. S. 631.

Worin die Störung der ersten Art besteht, lässt sich bei unserer geringen Kenntnis des inneren Zusammenhanges der Teile des Körpers nicht sagen. Erinnert man sich aber der mannigfachen Erscheinungen, die die Castration bei höheren Tieren hervorruft, so wird man die Möglichkeit im Auge zu behalten haben, dass die Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit auch bei den Pflanzen innere Störungen bewirke, die sich vor allem in morphotischer Richtung äussern.

Gewiss ist die Castration eines Säugetieres der Unterdrückung des Blühens und Fruchtens einer höheren Pflanze nicht einfach gleich zu setzen. Bei der Operation des Tieres werden fast ausschliesslich die Geschlechts-Organe zerstört, die nicht ersetzt werden können. Der Vorgang selbst verursacht eine tiefe Veränderung der ganzen Organisation des Körpers. Bei der Pflanze dagegen sind wir nicht imstande, in so einfacher Weise durch Entfernung der Blüten die Geschlechtstätigkeit zu unterdrücken: sie vermag statt der zerstörten Organe neue zu bilden, die wieder weggenommen werden müssen. Bei ihr gelangt man nur zum Ziele, wenn man alle Spross-Vegetationspunkte entfernt. Dadurch greift man viel tiefer in das vegetative Leben des Körpers ein, als es bei der Operation am tierischen Körper geschieht. — Weiter ist zu bedenken, dass, wenn man auch an der Pflanze durch geeignete Mittel die Blütenbildung unterdrückt, doch in den bleibenden Teilen potentiell noch die Fähigkeit zur Erzeugung von Geschlechtszellen vorhanden ist. Ob man dieselbe Annahme auch für den Tierkörper machen kann, ist unbestimmt. So gross aber auch die Verschiedenheiten in den beiden Reichen sein mögen, man wird dennoch voraussetzen dürfen, dass die fraglichen Operationen bei Tieren und Pflanzen in einigen Punkten gleiche oder verwandte Erscheinungen im Gefolge haben. Fast unwillkürlich denkt man an die physiologische Aehnlichkeit steriler Pflanzenbastarde mit castrierten Tieren, mit Eunuchen: dort das üppige vegetative Wachstum, hier die Neigung zur Bildung fetter Körper. Mit jenen Bastarden aber werden unsere operierten Pflanzen nicht bloss äusserlich wichtige Züge gemein haben.

Entbehren wir über die Bedeutung der morphotischen Störungen gegenwärtig noch der Kenntnis, so haben wir dagegen in die Störungen der zweiten Art einigen Einblick.

Indem die in den Blättern erzeugten Assimilate und die von der Knolle gelieferten Reserve-Stoffe verhindert werden, an die normalen Verbrauchsstätten, Blüten und Früchte, abzufliessen, häufen sie sich in

den Organen an, und bewirken bald allgemein, bald örtlich gesteigertes Wachstum. Denn die Vorstellung, dass die Ansammlung der plastischen Substanzen in den Geweben an sich kein Wachstum verursache, dieses vielmehr erst durch eine andere Bedingung hervorgerufen und dann durch die im Uebermass vorhandenen Nährstoffe nur unterhalten werde, ist zwar nicht völlig von der Hand zu weisen, aber doch sehr unwahrscheinlich. Tatsachen, wie die früher beschriebene einfache Hypertrophie des Blattes infolge des gehemmten Abfliessens der Assimilate, lassen schwerlich eine andere Deutung zu, als die, dass die Stauung selbst die Ursache des Wachstums sei. Wir dürfen daher mit einer an Bestimmtheit grenzenden Wahrscheinlichkeit annehmen, dass anomale Ernährung eine wichtige, vielleicht sogar die einzige, Ursache der eigentümlichen Wachstumsvorgänge sei, die unsere operierten Körper darbieten.

Besteht hierüber also wohl kein Zweifel, so beginnen aber die Schwierigkeiten, sobald man versucht, die Vorgänge im Stoffwechsel weiter zu zergliedern. Offenbar liegen hier verschiedene Möglichkeiten vor. Man kann sich erstens vorstellen, dass die gesteigerte Zuleitung der Nährstoffe, der Kohlenhydrate, Eiweissstoffe u. s. w. in ihrer Gesamtheit den Anstoss zu dem ungewöhnlichen Wachstum gebe und es dauernd im Gange erhalte. — Oder es lässt sich annehmen, dass ein einzelner Stoff oder eine Gruppe besonderer Verbindungen die auslösende Ursache sei, vielleicht in der Art, dass ihr Einfluss das anomale Wachstum einleitete und die übrigen Nährstoffe von diesen Stätten angezogen würden, auch wenn sie hier nicht schon vorhanden wären. Ein Beispiel mag dies erläutern. Die Asche des Stammes der normalen Kohlrabi-Pflanze enthält nach *Holthusens* Analyse 4,28 % Magnesium, die des Blattstieles 4,54 %, die der Blattfläche 4,84 %. In der pathologisch veränderten Pflanze dagegen finden sich in der Asche des Stammes 8,25 %, in der des Blattstieles 13,37 %, in der der Blattfläche 5,64 % und in der der Blattkissen sogar 15,84 % Magnesium. Geht man von der Vorstellung aus, dass die in der normalen Pflanze enthaltene Menge des Elementes ungefähr dem physiologischen Bedürfnis entspreche, so könnte der in dem pathologischen Objekt vorhandene beträchtliche Ueberschuss — man beachte die 15,84 % des Elementes im Blattkissen — die Verbindungen bilden, die den angenommenen Reiz ausübten. Statt des Magnesiums hätten wir verschiedene andere Elemente wählen können. Es wurde deshalb als Beispiel benutzt, weil

es nach den neuen Untersuchungen *Willstaetters* für die Bildung des Chlorophylls von besonderer Bedeutung sein soll.

Ob nun etwas derartiges in der operierten Pflanze wirklich geschieht, bleibt einstweilen dahingestellt. Es ist klar, dass man für die einzelnen Elemente die Frage dadurch entscheiden könnte, dass man jene den Objekten nur in der Menge zuführte, die dem Bedürfnisse der normalen Pflanze entspricht, nicht aber in der den pathologischen Individuen eigenen Quantität. Wäre in der Tat das Element oder seine Verbindungen die Ursache der Geschwulst, so müsste diese nun unterbleiben. — Versuche in dieser Richtung wurden bisher nicht angestellt.

Die eben gegebenen Andeutungen bezogen sich auf die Störungen im Ernährungs-Chemismus im allgemeinen; sie bedürfen noch der Ergänzung nach einer besonderen Seite, ein Punkt, mit dem wir auf den schon berührten Einfluss der Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit auf das anomale Wachstum unserer operierten Pflanzen zurückkommen. Vorhin betrachteten wir den fraglichen Einfluss von der morphotischen Seite; er lässt aber auch eine chemisch-physiologische Deutung zu. Die tieferen Beziehungen zwischen den somatischen und den geschlechtlichen Zellen des Pflanzenkörpers sind uns unbekannt. Allgemein betrachtet können sie stofflicher oder dynamischer Natur oder beides zugleich sein. In der Gegenwart ist man bestrebt, sich die Vorgänge durch Bilder zu veranschaulichen, die der Chemie entlehnt sind. — Verfahren wir in diesem Sinne und legen die wohl kaum zu bezweifelnde Tatsache zugrunde, dass in jeder lebendigen Zelle des Pflanzenkörpers potentiell die Bedingungen enthalten sind, unter geeigneten Verhältnissen den ganzen Organismus aus sich aufzubauen, so folgt, dass sie in irgend einer Form Stoffe enthalten muss, die zur Bildung der Geschlechtszellen führen. Diese Stoffe vermehren sich entsprechend dem Wachstum des Körpers und kommen entweder direkt oder nach mannigfaltigen Metamorphosen in den Geschlechts-Organen zum Vorschein. Wird nun die Bildung der Blüten unterdrückt, die Wanderung der Stoffe an die normalen Orte gehemmt, so üben sie in den Geweben morphogene Reize aus, und veranlassen sie zu anomalem Wachstum, das nun bald allgemein, bald überwiegend örtlich erfolgt. Es sei daran erinnert, dass die Bildung der Tumoren am Kohlrabi-Stengel unterbleibt, wenn man die Blüten erst dann zerstört, wenn sie schon den Knospenzustand erreicht, also ihre Geschlechtszellen erzeugt haben, eine Tatsache, die der fraglichen Auffassung zur Stütze gereicht.

Bei dieser Erwägung taucht jedoch die wichtige Frage auf, wie sich normal nichtblühende Pflanzen verhalten, wenn ihnen die Bildung vegetativer Seitensprosse in derselben Weise versagt wird, wie unseren Objekten das Blühen; ob sie nicht etwa dieselben Erscheinungen zeigen, wie diese. Besondere Versuche, die Frage zu beantworten, wurden nicht angestellt, doch darf hier an früher ausgeführte erinnert werden, die die Lösung wenigstens teilweise geben. Als Stecklinge der frühen Kartoffel „Marjolin" daran verhindert wurden, im Boden Knollen zu bilden, entwickelten sie sich im ganzen schwach. Sie erzeugten eigentümliche, horizontal wachsende Sprosse, deren Knoten in auffallender Weise anschwollen. Ihre Blätter blieben klein, kräuselten die Flächen und waren steif und brüchig; oft wurden sie früh gelb und fielen ab. Ihre zartwandigen Gewebe waren, wie die Untersuchung lehrte, dicht mit Reserve-Stoffen, besonders mit Stärke, gefüllt, die nicht hatten an die normalen Orte abfliessen können. — Aehnlich verhielten sich andere Pflanzen, deren normale Knollenbildung auf verschiedene Weise gehemmt wurde. Im ganzen machten diese in ihrem vegetativen Wachstum beschränkten Pflanzen einen durchaus krankhaften Eindruck; sie zeigten nichts von der üppigen Blatt- und Stammentwickelung, die wir an den am Blühen verhinderten beobachten.

Diese Tatsachen sprechen dafür, dass die im Innern der beiderlei Objekte sich abspielenden Vorgänge verschiedener Natur sind, dass es sich bei der Stauung der Nährstoffe nicht bloss um die gewöhnlichen Assimilationsprodukte, sondern ausser diesen um besondere Stoffe handelt, die teils zum Bau der Blüte, teils zur Bildung der vegetativen Organe dienen.

Mit dem Angeführten ist auf die nächstliegenden Möglichkeiten hingewiesen, an die man etwa zur Erklärung der uns beschäftigenden Erscheinungen denken kann. Leicht hätte man noch weitere beifügen können, allein wir glaubten, uns auf die Andeutung der genannten zunächst beschränken zu sollen. Ob nun eine davon zutrifft oder ob den Erscheinungen ganz andere Bedingungen zu Grunde liegen, hat die Zukunft zu lehren. Unsere Untersuchung war, wie es die Natur des Gegenstandes erforderte, zunächst auf die histologische Zergliederung der anomalen Körper gerichtet.

Hier dürfte der Ort sein, noch einmal auf unsere Untersuchungen über vikarierende Organe zurückzukommen. Auch dort wurden auf geeignete Weise in verschiedenen Versuchspflanzen — es waren stets

Knollengewächse — Hypertrophien hervorgerufen, welche die Bildung besonderer anomaler Organe, Knollen, zur Ablagerung der im Ueberschuss zugeführten Nährstoffe zur Folge hatten. Die sämtlichen Vorgänge gehörten ins Gebiet der Teratologie. — Anders die Erscheinungen, mit denen wir hier zu tun haben. Zwar können, wie schon angedeutet wurde, und wie wir noch genauer zeigen werden, auch hier in einzelnen Fällen eigene knollenartige Gebilde zur Aufnahme des im Uebermass vorhandenen Nähr-Materiales erzeugt werden, aber diese haben nur geringe Grösse und daher auch entsprechend geringe Bedeutung für den Stoffwechsel. Die Folgen der Ernährungsstörungen spielen sich hier in den Geweben des Körpers selbst ab; diese nehmen an Stärke zu und so entstehen Hyperplasien und Heteroplasien von teilweise mächtigem Umfange. Sie alle zeigen die Eigenschaften von pathologischen Bildungen im engeren Sinne.

In beiden Gruppen wirkt die anomale Ernährung der Gewebe als Ursache für die morphogenen Vorgänge; die Bedeutung der nutritiven Reizung zeigt sich hier in besonders klarer Weise.

In der Pflanzen-Pathologie und -Physiologie hat man die behandelten Gegenstände erst in den letzten Jahren beachtet, während sie in der tierischen und menschlichen Pathologie, ihrer grossen Bedeutung für eine Reihe wichtiger Vorgänge entsprechend, schon vor langer Zeit richtig gewürdigt worden sind. Vor allem hat *Virchow* das Wesen der nutritiven Reize für das Wachstum der Gewebe zuerst klar erkannt und es ebenso wie die durch Hypertrophie hervorgerufenen kompensatorischen Vorgänge eingehend behandelt. Hinsichtlich alles weiteren dürfen wir uns auf das in der früheren Arbeit Gesagte beziehen.

Kein aufmerksamer Beobachter wird die anomalen Blattkissen des Kohlrabi betrachten, ohne an manche Gallen zu denken. Die Gestalt unserer Körper, ihre bestimmt umschriebenen Ansatzstellen — man beachte besonders solche Formen, wie die in den Figuren 3, 7, 9 und 13 auf Tafel XVI dargestellten — legen eine Vergleichung mit den Gallen nahe, diesen Bildungen, die zweifellos den rätselhaftesten Erscheinungen der organischen Welt beizuzählen sind. Vor allen handelt es sich für uns um die von *Küster*[1]) als Prosoplasmen bezeichneten Formen und

1) *Küster, E.*, Pathologische Pflanzenanatomie. S. 210 ff. Hier eine eingehende allgemeine Darstellung sämtlicher Gallenbildungen.

Aus der reichen Literatur kommen für uns besonders in Betracht folgende Arbeiten:

unter diesen wieder um die durch reichen und differenzierten Bau der Wand ausgezeichneten. Sie kommen, wie alle Gallen, bekanntlich dadurch zustande, dass auf das Gewebe des Organs durch unbekannte Körper, vielleicht Enzyme, ein chemischer Reiz ausgeübt wird, der es zu anomalem Wachstum, zur Bildung der eigentümlichen, das Tier umschliessenden Wand veranlasst. Diese besteht, wie allgemein bekannt, in den einfachsten Formen bloss aus Nährgewebe, in den höher gebauten aus innerem Nähr-Parenchym und einem es umhüllenden Mantel von Schutzgewebe. Als solches kann entweder nur die mit verdickten Wänden versehene Epidermis dienen oder eine mehr oder minder, oft sehr stark entwickelte Lage von Sklerenchym-Zellen; statt nur einer derartigen Schicht können in besonderen Fällen zwei oder mehrere erzeugt werden.

Ausser den genannten wesentlichen Geweben beobachtet man in besonderen Fällen noch weitere: Assimilations- und Durchlüftungs-Gewebe, Sekret-Behälter und Leitgewebe. Die Bündel sind wenig ausgebildet und in geringer Zahl vorhanden. Ihr Bau ist dem normalen ähnlich, doch weichen die Gefässe und übrigen Elemente durch enges Lumen ab; Tracheiden sind verbreitet. — Wohl zu beachten ist die von *Beijerinck*[1]) beobachtete Tatsache, dass die Leitbündel der Megaptera-Gallen der konzentrischen Grundform angehören, ihr Xylem in der Mitte, ihr Phloem um dieses als ringsum geschlossenen Mantel führen, ein Bau, der den Strängen der Eiche nicht zukommt. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei den Albopunctata- und Malpighi-Gallen. — Auch darauf ist hinzuweisen, dass in keiner Galle Libriform-Fasern beobachtet worden sind. Der wichtige Umstand, dass an den nach *Küstenmachers* Bezeichnung „freien" Gallen aus innerem Gewebe des Nährwirtes eine Epidermis mit allen charakteristischen Eigenschaften erzeugt werden kann, wurde schon früher erörtert.

Indem wir hinsichtlich alles näheren über den Bau der Gallen auf die angeführte Litteratur verweisen, gedenken wir hier noch der

Lacaze-Duthiers, *F.-B.*, Recherches pour servir à l'histoire des galles. Ann. d. Sc. Nat. Bot. 3. Série. 1853. T. XIX. p. 273 ff.

Beijerinck, *M. W.*, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Verhandelingen der koninglijke Akademie van Wetenschappen. 22 Deel. Amsterdam 1883.

Küstenmacher, *M.*, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen u. s. w. *Pringsheims* Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. XXVI. Berlin 1894. S. 82 ff.

Küster, *E.*, Beiträge zur Anatomie der Gallen. Flora 1900. Bd. LXXXVII. S. 117.

1) a. a. O. S. 128.

verschiedenen Auffassungen, die sich an die Zellenformen der Gallen knüpfen.

De Vries[1]), *Goebel*[2]) u. a. sind der Ansicht, dass eigentlich neue Elementar-Bestandteile in den Gallen nicht gebildet werden, dass die in ihnen auftretenden Zellenformen auch sonst in den von den Insekten befallenen Pflanzen vorkommen. *Beijerinck*[3]), *Berthold*[4]), *Küster*[5]) u. a. fassen dagegen manche dieser Formen als wirkliche Neubildungen auf, die die Pflanze ausserhalb der Gallen nicht hervorbringe. *Küster* besonders hat versucht, die von ihm und den andern zuletzt genannten Forschern vertretene Ansicht zu begründen, und zu dem Ende eine Reihe von Tatsachen zusammengestellt. Fasst man das Wort „neue" Form in seinem Sinne auf, so wird man ihm schwerlich widersprechen können; auch dürfte man auf Grund anderer Erwägungen geneigt sein, ihm beizustimmen.

Freilich drängt sich hinsichtlich der Gallen ein Bedenken auf. Sind die gallenbildenden Arten, auf die sich das Urteil stützt, so genau in allen Teilen auf ihre histologischen Elemente untersucht, dass jede Täuschung ausgeschlossen ist? Pflanzen, wie der Kohlrabi, in denen besondere Zellenformen wie versteckt an abgelegenen Orten vorkommen, mahnen zur Vorsicht. Hinsichtlich dieser Pflanze sei wiederholt, dass die eigentümlichen gekröseartigen und andere seltsame Formen aufweisenden derbwandigen Zellen in der Rinde und weiter die anomalen bastartigen Elemente des Weichbastes der Tumoren trotz allen Suchens darnach an keinem Orte der normalen Pflanze aufgefunden wurden. Ihr ist wohl die Fähigkeit eigen, in verschiedenen Geweben abweichende Zellenformen hervorzubringen, aber die höchsten Aeusserungen dieser Potenz offenbaren sich erst in den pathologischen Bildungen. — Auch ist nicht zu vergessen, dass der am Blühen verhinderte Wirsing in seinen Blattkissen wie in der Wurzel das normal von ihm nicht erzeugte konzentrische Bündel bildet.

Nach diesen Vorbemerkungen stellen wir die unsere Tumoren mit der Galle vereinigenden, sodann die beide Bildungen trennenden Eigenschaften zusammen.

1) *De Vries, H.*, Intracellulare Pangenesis. Jena 1889. S. 117.
2) *Goebel, K.*, Organographie der Pflanzen. I. Jena 1898. S. 169 ff.
3) *Beijerinck, M. W.*, a. a. O. S. 128.
4) *Berthold, G.*, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. 1. Teil. Leipzig 1898. S. 9.
5) *Küster, E.*, Pathologische Pflanzenanatomie. S. 286.

Gemeinsam ist beiden die Ursache der Entstehung: sie bilden sich infolge chemischer Reize. Bei den Gallen werden diese durch „Giftstoffe“ ausgeübt, die von aussen eindringen, von Insekten herrühren. Der Kohlrabi-Tumor wird hervorgerufen durch einen Stoff oder eine Gruppe von Stoffen, welche in der Pflanze selbst erzeugt und den Zellen des Blattkissens zugeführt werden. Träfe von den früher angedeuteten Möglichkeiten diejenige zu, nach der eine Verbindung, etwa ein Enzym, den morphogenen Reiz auf das Kissen ausübte, so würde sich die allgemeine Aehnlichkeit zwischen diesem und den Gallen als eine besondere und engere erweisen.

Gemeinsam ist den beiden Bildungen ferner die reiche Erzeugung von parenchymatischen Sklerenchym-Zellen, die in der Gallenwand ein Schutzgewebe, einen geschlossenen Mantel bilden, in der Rinde des Kohlrabi-Tumor einzeln oder in Gruppen durch das ganze Gewebe zerstreut sind.

Gallen und Kohlrabi-Tumoren teilen weiter die Eigentümlichkeit, keine Libriform-Fasern hervorzubringen, was bei beiden um so mehr auffällt, als sie so reichlich mechanische Zellen anderer Art erzeugen, und als der Kohlrabi-Tumor die Holzzellen als Anlagen, als dünnwandige Elemente bildet.

Als beiden Körpern gemeinsam kann ferner das enge Lumen der Gefässe angeführt werden, Elemente, die in den Gallen nur sehr spärlich, in den Kohlrabi-Tumoren dagegen in beträchtlicher Zahl auftreten.

Als beiden Bildungen gemeinsam ist endlich noch der Reichtum an Reserve-Stoffen zu bezeichnen, die in den Gallen ein besonderes Gewebe, das Nährgewebe, erfüllen, in den Kohlrabi-Tumoren aber in verschiedenen Gewebeformen abgelagert werden.

So viel über die den Gallen und den Kohlrabi-Tumoren gemeinsamen Eigenschaften. Neben diesen aber sind die trennenden Züge nicht zu übersehen.

Verschieden ist bei beiden zunächst der allgemeine Charakter. Die Gallen werden infolge eines chemischen morphogenen Reizes für einen ausserhalb ihres Organismus liegenden „Zweck“ erzeugt. Sie entstehen unter grossem Aufwande von physiologischer Arbeit und unter beträchtlichem Stoffverlust, ohne irgend einen andern als schädlichen Einfluss auf den sie bildenden Körper auszuüben. Darin besteht das Rätselhafte ihrer Erscheinung. — Die Kohlrabi-Tumoren hingegen bilden sich auf Grund chemischer Reize, die vom Körper selbst ausgehen; sie

stellen pathologische Bildungen dar, deren Nutzen, wenn überhaupt von einem solchen gesprochen werden darf, darin bestehen könnte, dass sie zur Ablagerung von nicht verwendbaren Reserve-Stoffen dienen, ein Nutzen, der also der kranken Pflanze selbst zugute käme. Auf diesen Gegenstand kommen wir in kurzem zurück.

Verschieden ist ferner der histologische Bau. Auch die Gallen mit weitgehender Gewebe-Differenzierung bleiben an innerer Ausbildung nicht unbeträchtlich hinter den Kohlrabi-Tumoren zurück. Dort handelt es sich im wesentlichen nur um die Produkte des Gall-Plastems; an der Bildung der Tumoren sind sowohl das Grundgewebe, als die darin verlaufenden Bündelkörper beteiligt.

Einfach und von begrenzter Tätigkeit ist das Gall-Plastem; reich gestaltet und von potentiell unbegrenztem Wachstum nach zwei Seiten das Cambium der Bündelkörper unseres Blattkissens, Gewebe, die man freilich nur insofern vergleichen darf, als es sich im allgemeinen um Meristeme handelt.

In den Gallen machen die Leitbündel, wenn sie überhaupt vorhanden sind, nur einen untergeordneten Bestandteil aus; im Kohlrabi-Tumor dagegen entwickeln sie sich kräftig und erzeugen reichlich Gefässe und dünnwandige Elemente im Xylem, Siebröhren und die verwandten Zellenformen, sowie die eigentümlichen derbwandigen Idioblasten im Phloem.

Die Sklerenchym-Zellen der mechanischen Mäntel in den Gallen haben oft bedeutende Wandstärke, aber ihre Gestalten sind im ganzen einfach. In den Blattkissen des Kohlrabi ist die Wanddicke der parenchymatischen Sklerenchym-Zellen der Rinde vielleicht durchschnittlich geringer; neben den gewöhnlichen finden sich dagegen abweichende, teilweise sehr seltsame Formen. Hier bilden sich ferner kurze Hartbastzellen, die dort nicht vorkommen.

Die plastischen Substanzen der „Nährschicht" in den Gallen wandern nach den Nährzellen offenbar darum, weil diese Anziehungs-Zentren für die Stoffe bilden. Demgegenüber sind die Kohlrabi-Tumoren, jedenfalls der Anlage nach, als Orte zu betrachten, nach denen von zwei Abstossungsmittelpunkten aus die Reserve-Stoffe befördert werden. Es ist möglich, dass sie, wenn einmal angelegt, als Anziehungs-Zentren wirken; aber auch ebenso gut möglich, dass sie Stätten sind, nach denen die Stoffe dauernd getrieben werden.

Damit glauben wir die Vergleichung der Gallen und unserer Tumoren beschliessen zu können.

Das zuletzt berührte Verhältnis führt uns endlich noch zur Erörterung eines Gegenstandes, auf den wiederholt hingewiesen wurde, zur teleologischen Frage.

In der mehrfach erwähnten Arbeit über vikarierende Organe am Pflanzenkörper wurde ausgeführt, in welcher Weise man sich die Bildung der anomalen Organe, die durch künstlich herbeigeführte Ernährungsstörungen verursacht werden, auf Grund des bekannten *Pflüger*schen Gesetzes teleologisch verständlich machen kann. Die dort behandelten Tatsachen waren der Hauptsache nach teratologischer Natur und die Deutung verhältnismässig einfach. Es mag nun versucht werden, die teleologische Betrachtungsweise auch auf die im engeren Sinne pathologischen Vorgänge anzuwenden, mit denen wir uns hier befassen. Im allgemeinen darf man sagen, dass *Pflüger*s Hypothese der Selbststeuerung des Organismus für gewisse Klassen pathologischer Vorgänge, bei kompensatorischen Prozessen, bei Entzündungen u. s. w., besonders einleuchtend ist. So bezeichnet *Ribbert*[1]) die Entzündung geradezu als die „Reaktion des Organismus gegen die einwirkenden Schädlichkeiten".

Zunächst seien die an den verschiedenen Körpern erzeugten Anschwellungen betrachtet, ausgenommen die Kohlrabi-Tumoren. Was an allen auffällt, ist die Abnahme oder selbst das Aufhören der Holzbildung, dafür das massige Auftreten von Parenchym, besonders üppig bei der Sonnenrose, und die starke Entwickelung des Weichbastes. In diesen Geweben werden die Assimilations-Produkte, Kohlenhydrate und Eiweisskörper abgelagert, die die Pflanze nicht in natürlicher Art verwerten, die sie aber zu erzeugen nicht unterlassen kann. Die Anhäufung der Stoffe in den Zellen verursacht deren Wachstum, und so bilden sich die Gewebe zu anomalen Reserve-Stoffbehältern um. Daran wird durch den Umstand nichts geändert, dass diese Gewebe verhältnismässig früh der Nekrose verfallen. In den Chemismus der Vorgänge erhalten wir durch diese Annahme keinen Einblick, aber wir gewahren hier wieder, wie in so vielen andern Fällen, dass die Ursache eines Bedürfnisses zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses ist.

1) *Ribbert, H.*, Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der allgemeinen pathologischen Anatomie. Leipzig 1901. S. 386.
Vergl. ferner *Marchand, F.*, Der Prozess der Wundheilung u. s. w. S. 85 ff.

Sofern es sich um Stätten zum Speichern der Reserve-Stoffe handelt, gelten die eben angestellten Erwägungen auch für die anomalen Blattkissen des Kohlrabi; allein hier ist die Gewebebildung reicher, als bei den anderen Arten und daher die Deutung schwieriger. Welche Aufgabe erfüllen die Sklerenchym-Zellen in der Rinde? Ist die Annahme erlaubt, dass sie zum Schutze gegen Angriffe von Tieren erzeugt werden, dass ihnen dieselbe Aufgabe zukomme, die der Schutzmantel der Gallen erfüllt? Mit Recht darf man an der Zulässigkeit einer solchen Annahme zweifeln. Wahrscheinlich entwickeln die Zellen ihre Wände darum so kräftig, weil ihnen die Kohlenhydrate im Uebermass zuströmen. Vielleicht ist die Bildung des Sklerenchyms für die Pflanze eines der Mittel, durch die sie die genannten Stoffe unterbringt. — Und welchen Zwecken endlich dienen die eigentümlichen Idioblasten im Weichbast, die in ähnlicher Form auch beim Wirsing auftreten? Da sie erst entstehen, wenn das Phloem eine bestimmte Stärke erreicht hat, so erfüllen sie vielleicht die Aufgabe, dem zartwandigen Gewebe eine gewisse Festigkeit zu verleihen. — Dass aber alle diese Deutungsversuche auf unsicherem Boden stehen, braucht kaum noch gesagt zu werden.

Beachtenswert ist jedenfalls das Auftreten des Sklerenchyms in den Gallen und den Kohlrabi-Tumoren. In zwei durch chemische Reizung entstandenen, sonst in manchen Eigenschaften von einander abweichenden Körpern entsteht dasselbe Gewebe, im einen in geschlossener Schicht, im andern ohne regelmässige Ordnung. Möglicher Weise ergeben sich bei weiterer Untersuchung dieser Dinge Schlüsse über die Herkunft der Sklerenchym-Bildung bei den Gallen.

Ueber künstliche Knollenbildung.

Wiederholt wurde im Laufe unserer letzten Untersuchung auf die Bildungen hingewiesen, die man als Anfänge, als Rudimente künstlich erzeugter Knollen betrachten kann. In der Tat war das Ziel darauf gerichtet, diese am Organismus hervorzurufen. Es wird sich verlohnen, wenn wir das freilich noch wenige, was bisher erreicht wurde, als Anhang zu dem Kapitel über die Hypertrophie kurz zusammenstellen. Der Besprechung der einzelnen Beispiele sei eine allgemeine Bemerkung vorausgesandt.

Die Untersuchungen des Verfassers über Knollenbildung zerfallen in drei Abschnitte.

Im ersten wurde die Frage zu beantworten gesucht, welche Ursachen den Ort und das Wachstum der Knollen an Knollenpflanzen bewirken. Die morphotische Natur der Organe blieb dabei so gut wie unberührt.

Im zweiten Abschnitte lautete die Aufgabe: Kann man die physiologische Leistung der Knolle von einer bestimmten morphotischen Klasse auf das Organ einer andern Klasse übertragen? Können solche morphotisch verschiedenen Organe vikarierend für einander eintreten? Lassen sich künstlich direkte Metamorphosen von Gliedern herbeiführen?

Nun blieb noch eine Aufgabe übrig. Wir wollen sie in die Frage kleiden: Kann man Pflanzen, die normal keine Knollen bilden, veranlassen, solche Organe zu erzeugen? Die Versuche, diese Aufgabe zu lösen, bilden den Inhalt des dritten Abschnittes.

Von vornherein liess sich erwarten, dass dem Experiment hier grössere Schwierigkeiten begegnen würden, als in den beiden ersten Abschnitten und dass das Ergebnis nur ein bedingtes sein werde. — Das zur Erreichung des Zieles eingeschlagene Verfahren war dasselbe, das man in den beiden ersten Abschnitten anwandte: es wurden an geeignet scheinenden Pflanzen künstlich Hypertrophien herbeigeführt in der Annahme, dass dadurch vielleicht die Bildung fleischiger Reservestoffbehälter bewirkt würde, auf die der Name Knollen passte. Ein Teil der im Vorstehenden mitgeteilten Versuche sollte neben anderen auch dieser Aufgabe dienen.

Indem wir uns damit zur Erörterung der einzelnen Versuche wenden, gedenken wir zunächst einer Angabe *Sachs*[1]), die unseren Gegenstand berührt. Von ihm wurde beobachtet, dass an Pflanzen der Cucurbita Pepo maxima, denen alle Sprossvegetationspunkte genommen waren, die zu beiden Seiten der Laubblattstiele entstehenden Wurzelanlagen sich zu haselnuss- oder wallnussgrossen, kurzgestielten, knollenartigen Bildungen entwickelten. An ihnen verschwand die Haube und der axile Fibrovasalzylinder löste sich in einen Kreis isolierter Gefässbündel auf, die durch chlorophyllhaltiges Gewebe getrennt waren.

Ueber die Bedeutung dieser Körper wage ich einstweilen kein Urteil. Versuche, sie selbst zu beobachten, führten bisher zu keinem befriedigenden Ergebnis. An den über der Erde gehaltenen Achsen wurden wohl kräftig anschwellende Wurzeln von zylindrischer Gestalt

1) *Sachs, J.*, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzen-Physiologie. II. Bd. Leipzig 1893. S. 1172 und 1173.

und mit abgestumpftem Scheitelende wahrgenommen, aber keine, die ihre Wurzelnatur verloren hätten. Weitere Untersuchung wird, wie ich hoffe, den gewünschten Aufschluss geben.

Nunmehr wenden wir uns zu den eigenen, vorhin bezeichneten Bemühungen.

Brassica Rapa f. oleifera. Wie im experimentellen Teile erwähnt, bildeten sich Stamm und Wurzel der hypertrophischen Pflanze stärker aus, als die der normalen; der Durchmesser der Wurzel war dort um die Hälfte grösser, als hier. Zur Zeit der Samenreife waren die hypertrophischen Gebilde noch in allen Teilen wohl erhalten, die normalen dagegen schon teilweise zerfallen. In diesen hatte sich der Holzring kräftiger ausgebildet, die Wände waren stärker, als in jenen, deren Holzkörper breitere Markstrahlen aufwies. Dort war das Rinden-Parenchym mächtiger, die Hartbaststränge hatten geringere Ausbildung, als hier. Dort beobachtete man, besonders im äusseren Teile, Sklerenchym-Zellen mit mancherlei Auswüchsen, die in der normalen Rinde, soweit sie sich noch erhalten hatte, nur wenig entwickelt waren.

Im ganzen war demnach der Unterschied zwischen den beiden Wurzeln nicht gross. Die hypertrophischen Pflanzen hatten keine eigentlichen Rüben erzeugt.

Daucus Carota. Bei dieser Art waren die Verhältnisse ähnlich, wie bei der eben genannten. Auch hier entwickelten sich an den hypertrophischen Pflanzen die Wurzeln beträchtlich stärker, als an den normalen. Ihr Holzkörper des zweiten Jahres war sehr ausgebildet und fest gebaut, ganz verschieden von dem weichen Gewebe der kultivierten Möhre. Die Rinde hatte stattlichen Umfang erreicht, besass aber auffallend lockere Struktur; es waren grosse Intercellular-Räume entstanden, die meist tangential verliefen und zwischen denen sich die geraden oder schwach gewundenen Parenchym-Platten hinzogen. Dieses Gewebe wie der Weichbast führte mässig reichen Inhalt, besonders feinkörnige Stärke. Also auch bei der Möhre war keine fleischige Rübe entstanden, obwohl man hier ihre Erzeugung am ersten glaubte erwarten zu dürfen.

Brassica oleracea f. sabauda s. bullata. Weiter als bei den beiden bisher besprochenen Pflanzen veränderte sich die Wurzel der hypertrophischen Wirsingpflanze. Wie früher ausgeführt, entwickelt sich bald bloss ihre Rinde zu anomaler Stärke, bald nimmt auch der feste Gefässkörper, ja selbst seine zentrale Region, an der Parenchym-Bildung teil; das ganze Gewebe ist dabei dicht mit Reserve-Stoffen gefüllt.

Hier darf man daher von dem Beginn einer Rübenbildung sprechen.

Wichtiger noch sind Sprossknollenformen des Wirsings, mit deren Beschreibung wir schliessen wollen.

An den Achsen mehrerer hypertrophischen Pflanzen bildeten sich Achselknospen in sehr charakteristischer Weise aus. Sie nahmen die Form kleiner Knöllchen von ellipsoidischem Umriss an, deren grosser Durchmesser bis zu 9 mm betrug, während der kleine bis zu 7 mm mass; anstatt mit Laubblättern waren sie mit kleinen Schuppen besetzt. Die grössten traten an dem verdickten Stammteile auf, kleinere über und unter diesem in den dünneren Stamm-Regionen. Figur 3 auf Tafel XVII zeigt ein solches Knöllchen in der Vorder-, Figur 6 ein ähnliches in der Seitenansicht; auf der ersten Abbildung sieht man unter dem grösseren noch zwei weitere kleine derartige Körper. Ganz ähnliche Knöllchen entstanden, wenn man an Achselknospen dieser Region, die sich zu kleinen Laubtrieben entwickeln wollten, früh den Scheitel entfernte. Es gestaltete sich nun der Sprossgrund zu einem Knöllchen, das des primären Vegetations-Punktes entbehrte und dessen Scheitel in einer glatten Kuppe endigte. An dem festen unteren Stammteile fanden sich die fraglichen Bildungen in nicht unbeträchtlicher Zahl zu zweien oder dreien über einer Blattnarbe, blieben hier aber stets klein und hatten teilweise unregelmässig wulstige Form. Die so gestalteten Bildungen entbehrten der Blätter und waren nichts als Gewebewucherungen, entstanden am Orte der Achselsprosse. Sie waren ähnlich den am basalen Stammteile des Kohlrabi beobachteten. (Vgl. Taf. XV, Fig. 4, 3 und 7.) Die Neigung der hypertrophischen Achse, Auswüchse zu bilden, ging auch daraus hervor, dass an beliebigen Stellen der Internodien kleine Knötchen entstanden.

Der histologische Bau der grösseren knollenartigen Sprosse entsprach in allen wesentlichen Punkten dem eines Speicher-Organs: gegenüber der Masse des Parenchyms trat die der festen Elemente erheblich zurück; auch fiel alsbald die verhältnismässig starke Entwickelung der Rinde und des Weichbastes in die Augen. Um näheren Einblick in das Verhältnis unter den verschiedenen Regionen des Querschnittes zu erhalten, wurden zwei Knöllchen mit zwei entsprechend starken Basen von Seitensprossen aus dem Blütenstande verglichen. Man verfuhr dabei in folgender Art. Es wurden bei mässiger Vergrösserung mit der Camera Zeichnungen der Schnitte hergestellt, auf denen die Durchmesser der drei Regionen Mark, Gefässkörper, gerechnet von der inneren Grenze

der Gefässe bis an die äussere Grenze der Bastbündel, und Rinde möglichst genau angegeben waren. Dann zog man aus den zwei Paaren von Messungen die Mittelwerte, setzte je den ganzen Durchmesser des Organs zu 100 Einheiten an und berechnete darauf die Durchmesser der einzelnen Regionen. Dabei ergaben sich folgende Zahlen:

a. Normaler Spross.

Durchmesser	des ganzen Organs	= 100	Einheiten
,,	,, Markes	= 59,7	,,
,,	,, Gefässkörpers	= 20,7	,,
,,	der Rinde	= 19,5	,,

b. Das Knöllchen.

Durchmesser	des ganzen Organs	= 100	Einheiten
,,	,, Markes	= 42,7	,,
,,	,, Gefässkörpers	= 30,3	,,
,,	der Rinde	= 26,8	,,

Aus diesen Zahlen ersieht man, dass der Gefässkörper und die Rinde des Knöllchens um fast ein Drittel ihres ursprünglichen Durchmessers gewachsen sind, während das Mark entsprechend abgenommen hat. Beim Gefässkörper kommt jedoch fast die gesamte Zunahme auf den Weichbast. Was früher über die Ausbildung dieses Gewebes im Scheitelende der hypertrophischen Achse und im Achselsprossgrunde angegeben wurde, wiederholte sich im Knöllchen. — Wohl zu beachten ist, dass der Holzteil der Bündel im einen Fall keine, im andern nur einzelne kleine Holzzellengruppen gebildet hatte, dass statt der Holzfasern dünnwandige Elemente entstanden waren. Ausserhalb des Cambiums gewahrt man im Weichbast die früher beim Stammbau besprochenen mit Fortsätzen versehenen Sklerenchym-Zellen, an einigen Strängen nach aussen einen Abschluss von kleinen Hartbastbündeln und im Parenchym der Rinde zerstreut regelmässig oder abnorm gebaute Sklerenchym-Zellen. — Das zartwandige Gewebe des ganzen Querschnittes vom Mittelpunkte bis an die Grenze ist dicht mit Reserve-Stoffen, hauptsächlich mit Stärke, gefüllt; im Weichbast lässt die Farbe des Inhalts den Reichtum an Eiweissstoffen alsbald erkennen.

Sehr verschieden hiervon ist das Bild des Sprossquerschnittes aus der Blütenstand-Region. Zu den Abweichungen im Verhältnis der drei Zonen kommt der wasserklare Inhalt des Parenchyms, vom Chlorophyll-Gehalt abgesehen, der feste Bau des geschlossenen Holzkörpers, die ge-

ringe Ausbildung des Weichbastes und die kräftige der Hartbaststränge, sowie das völlige Fehlen der Sklerenchym-Zellen im Weichbast und in der Rinde.

Aus allem ergibt sich, dass sich in unseren kleinen Sprossen eine Metamorphose vollzogen hat, wie sie echten Knollen eigen ist, und dass man daher Grund hat, sie als solche zu bezeichnen. Sie sind vergleichbar den Knöllchen, die unter besonderen Bedingungen an den oberirdischen Teilen der Kartoffelpflanze entstehen, und bilden, wie diese, Not-Produkte der Pflanze, in denen ein Teil der im Uebermass vorhandenen Reserve-Stoffe abgelagert wird.

Ueber die Bildung mechanischer Zellen.

Unter den verschiedenen Versuchen, die Ursachen des Entstehens bestimmter Gewebeformen aufzudecken, gehören die auf die Erzeugung der mechanischen Zellen gerichteten zeitlich zu den ersten. Nachdem *Nägeli*[1]) die Ansicht ausgesprochen hatte, dass das Eigengewicht der Organe, sodann äussere Einflüsse, wie Wind, Regen, Angriffe von Tieren, die Bildung mechanischer Gewebe und ihre Anordnung phylogenetisch bewirkt haben, lag der Gedanke nahe, zum Experiment vorzuschreiten; umsomehr, als seine Ausführung einfach und leicht war. Man brauchte nur Zug- und Druckkräfte auf die Pflanzen einwirken zu lassen, und deren Erfolg zu beobachten.

Die ersten Angaben über solche Versuche rühren von *Hegler*[2]) her. Er behauptete, durch künstlich angebrachten Zug in jungen wachsenden Organen die Bildung der mechanischen Elemente, des Collenchyms und der Bastzellen beschleunigt und verstärkt zu haben. Er teilte weiter mit, dass es ihm gelungen sei, Bastzellen an Orten entstehen zu lassen, an denen sie unter normalen Verhältnissen nicht auftreten.

Die Stellung des Verfassers zu dem Problem ergab sich aus folgenden Umständen. In einer im Jahre 1887 veröffentlichten Arbeit über Knollenbildung[3]) wurde gezeigt, dass man imstande ist, die Kartoffelknolle in verschiedener Weise in den Grundstock der Pflanze einzuschalten. Besonders unter den Bedingungen der einen Versuchsform erzeugt die Knolle festgebaute Holzzellen, die sie unter normalen Ver-

1) *Nägeli, C. v.*, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884. S. 146.

2) *Hegler, R.*, Ueber den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. — Referat *Pfeffers* in den Berichten d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Math.-phys. Klasse. 1891. S. 638 ff.

3) *Vöchting, H.*, Ueber die Bildung der Knollen. Bibliotheca botanica, Heft 4. Cassel 1887. S. 11 ff.

hältnissen ebenso wenig hervorbringt, wie Bastzellen. Der Vorgang wurde in dem Sinne gedeutet, dass die Belastung, die die Knolle durch das auf ihrem Scheitel ruhende umfangreiche Spross-System erfahren hatte, die Entstehung der mechanischen Zellen bewirkt habe. Als dann vier Jahre später die Arbeit *Heglers* erschien, durfte sie als eine Bestätigung dieser Ansicht aufgefasst werden.

In der Folge erhielten die besprochenen Versuche mit Knollen eine neue Gestalt, die in der Untersuchung über vikarierende Organe am Pflanzenkörper[1]) beschrieben wurde. Die Knollen, vor allen die der Oxalis crassicaulis, konnten nunmehr verhältnismässig leicht zu reichlicher Bildung von derbwandigen Tracheiden und Holzzellen, sowie von grossen Gefässen veranlasst werden.

Weiter lehrte diese Untersuchung die nicht unwichtige Tatsache kennen, dass Organe, die normal mechanische Elemente erzeugen und deren bedürfen, die Bildung solcher Zellen unterlassen, wenn sie eine Metamorphose eingehen, die mit einem Wechsel ihrer Funktion verbunden ist, einer Funktion, zu deren Erfüllung es jener Elemente nicht bedarf. Dieses Verhalten beobachtet man an den eigentümlichen Knöllchen, die an Blättern besonderer Rhizome der Oxalis crassicaulis entstehen; ja, an den künstlich erzeugten fleischigen Internodial-Knollen der Boussingaultia baselloides werden die bei Beginn des Versuches vorhandenen mechanischen Zellen sogar nach und nach zerstört. Wie ein Muskel atrophiert, wenn er nicht mehr gebraucht wird, so schwinden hier die mechanischen Zellen des überflüssig gewordenen Bastringes.

Diese Erfahrungen waren bedeutungsvoll für die Auffassung des Verhältnisses zwischen dem Organ und seiner Leistung und dienten als Winke für die Anstellung neuer Versuche.

Im Jahre 1897 begannen die Untersuchungen, deren Ergebnisse die vorliegende Arbeit enthält. Um jene Zeit wurde zuerst die Tatsache beobachtet, dass in den hypertrophischen Pflanzen die Bildung der Holzzellen geschwächt wird oder unterbleibt. Sobald dies festgestellt worden war, ergab sich die Frage, ob man experimentell die normalen Verhältnisse wieder herbeiführen könne und ob sich dabei ein Einblick in die Bedingungen der Entstehung mechanischer Zellen gewinnen lasse. Zur Entscheidung dieser Frage wurden mit hypertrophischen und normalen Pflanzen Be-

1) *Vöchting, H.*, Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, herausgegeben von *Pfeffer* und *Strasburger*. Bd. 34. Leipzig 1900. S. 7 ff.

lastungsversuche angestellt, die aber in der Hauptsache ein verneinendes Ergebnis lieferten. Bericht über diese Versuche brachte eine kurze Mitteilung[1]) vom Jahre 1902.

Auch die Untersuchung *Wiedersheims*[2]) über den Einfluss der Belastung auf die Ausbildung der mechanischen Elemente in den Zweigen der Trauerbäume lieferte Resultate, die fast sämtlich den Angaben *Heglers* widersprechen. Nur in den Zweigen der Corylus Avellana var. pendula[3]) stellte sich eine Hyperplasie der Bastzellen ein, die man schwerlich anders als dahin deuten konnte, dass sie durch die künstlich angebrachte Belastung der Triebe entstanden sei. In der Folge führte sodann *Ball*[4]) im Leipziger Institut mit den von *Hegler* benutzten Objekten Versuche aus, die den Beweis lieferten, dass die Angaben dieses Autors unrichtig waren.

Eine im besonderen auf den Erfolg künstlicher Belastung der Fruchtstiele gerichtete Untersuchung stellte *Keller*[5]) an. Er unterwarf diese Organe bei einer beträchtlichen Anzahl von Arten einer verhältnismässig hohen Belastung und stellte, ebenfalls im Gegensatze zu *Heglers* Angaben, fest, dass dadurch die Bildung der mechanischen Zellen nicht gesteigert wurde.

Wohl aber findet *Wildt*[6]), dass Zugkräfte auf den Bau von Wurzeln einen gewissen Einfluss ausüben. Der Autor geht von der *Tschirchs*chen Unterscheidung zwischen Befestigungs- und Ernährungswurzeln aus. Jene führen entweder einen zentralen Holzkörper ohne Libriform oder einen zentralen Libriform-Zylinder, meist mit Gefässen, oder einen zentralen Holzkörper mit Libriform-Streifen; das Mark fehlt in der Regel. Die Ernährungswurzeln dagegen besitzen ein mehr oder weniger grosses Mark und entbehren der mechanischen Elemente.

Wildt zeigt nun experimentell, dass Ernährungswurzeln unter der

1) *Vöchting, H.*, Zur experimentellen Anatomie. Nachrichten der K. Gesellschaft d. Wissenschaften in Göttingen. 1902.

2) *Wiedersheim, W.*, Ueber den Einfluss der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastzellen bei Trauerbäumen. Jahrbücher für wissensch. Botanik, herausgeg. von *Pfeffer* und *Strasburger*. 38. Bd. Leipzig 1903. S. 41 ff.

3) l. c. S. 61.

4) *Ball, O. M.*, Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrbücher f. wissensch. Botanik. 39. Bd. Leipzig 1904. S. 305 ff.

5) *Keller, H.*, Ueber den Einfluss von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtstielen. — Kieler Inaugural-Dissertation. Kiel 1904.

6) *Wildt, W.*, Ueber die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. — Bonner Inaugural-Dissertation. Bonn 1906.

Wirkung von Zugkräften den Befestigungswurzeln im Bau ähnlich werden, dass in ihnen „möglichst zugfeste Konstruktionen mit zentripetaler Tendenz" entstehen.

Aus jüngster Zeit endlich stammt eine Mitteilung *Hibbards*[1]) über Versuche, die ebenfalls zur Lösung der uns beschäftigenden Frage angestellt wurden. *Hibbard* liess die Last auf junge Pflanzen verschiedener Arten, Helianthus annuus, Ricinus communis u. a. als Druck und als Zug wirken. An den Stämmen zeigte sich kein Einfluss der Zugbelastung, nur die Stengel der Vinca major schienen eine schwache Verstärkung ihrer mechanischen Elemente zu erfahren. — Bei den Druckversuchen ergab sich keine Wirkung auf den Stamm des Coleus, bei den übrigen Arten dagegen fand eine selbstregulatorische Entwickelung mechanischen Gewebes statt; doch wird die Bemerkung gemacht: „Yet the evidence cannot be called conclusive".

Auch auf die Wurzeln von Sämlingen des Helianthus annuus und des Ricinus communis liess *Hibbard* eine Last als Zug wirken, und beobachtete eine schwache Zunahme der mechanischen Gewebe sowohl an den Haupt- als an den Nebenwurzeln.

Nach dieser literarischen Uebersicht geben wir nun einen näheren Bericht über unsere erwähnten Versuche und über weitere, die im Anschlusse an jene angestellt wurden. Wir werden zeigen, dass das scheinbar so einfache Problem von ausserordentlich verwickelter Natur ist, und dass es von verschiedenen Seiten angegriffen werden muss.

Da es sich bei unseren Versuchen, wie erwähnt, hauptsächlich um hypertrophische Objekte handelte, so folgte, dass sie, verschieden von denen der meisten übrigen Forscher, die mit Keimpflanzen oder doch ganz jungen Objekten arbeiteten, an den in weiterer Entwickelung begriffenen grösseren, teilweise umfangreichen, Pflanzen angestellt werden mussten. Unter diesen Umständen brachten es schon die Raumverhältnisse mit sich, dass die Zahl der Versuchs-Objekte beschränkt war. Doch machte diese Ausführung der Experimente möglich, die Zug- oder Druckkräfte, deren Einfluss untersucht werden sollte, geraume Zeit, monatelang, ja selbst ein Jahr und länger, wirken zu lassen. Man durfte

1) *Hibbard, R. P.*, The Influence of Tension on the Formation of Mechanical Tissue in Plants. The botanical Gazette. Vol. XLIII. p. 361 ff. Chicago and New-York 1907.

erwarten, dass sich unter diesen Bedingungen der Erfolg der Belastung, wenn überhaupt, dann deutlich zeigen werde.

Die Belastungsversuche selbst waren von dreierlei Art: im ersten wirkte die Last auf die aufrecht stehende Achse von oben her als Druck, im zweiten auf die gleichfalls aufrechte Achse als Zug, im dritten auf das horizontal gelegte Organ als Zug.

1. Druckversuche.

a) Mit dem Wirsing.

Die Last, die als Druck wirken sollte, wurde am oberen Ende der Achse in einfacher Weise angebracht. Der Stamm wurde zunächst an einem Stabe locker befestigt; sodann um ihn über der Achsel eines der am höchsten stehenden Blätter ein starkes, etwa 15 mm breites Band aus Leinwand gelegt, dessen Enden auf der dem Blatte gegenüber liegenden Seite in solcher Entfernung verknüpft, dass man in der Schleife breite Bleibänder als Gewichtsstücke aufhängen konnte. Um die Last symmetrisch zu verteilen, legte man um die Achse auf fast derselben Höhe eine zweite Schleife, in der man ein gleich grosses Gewicht auf der dem ersten gegenüber liegenden Seite wirken liess. Während der ganzen Versuchsdauer waren die Stämme einer so hohen Druckspannung ausgesetzt, dass sie ohne die Stützen gebogen oder zerknickt worden wären.

Zur Kontrolle dienten erstens normale, mit Blütenständen versehene Pflanzen, die in derselben Weise und in derselben Höhe mit Gewichten belastet wurden; zweitens unbelastete hypertrophische Objekte.

Zu den Angaben über den anatomischen Bau der Objekte sei Folgendes vorausgesandt. Um genauen Einblick in die Verschiedenheiten zu erhalten, wurde anfangs versucht, die Stärke der Holzkörper der belasteten und der nicht belasteten Stämme durch Messung zu bestimmen. Doch ergab sich bald, dass dem Verfahren nur sehr bedingter Wert zukomme. Man fand, dass erstens die Verschiedenheiten im Durchmesser der Holzkörper der unter denselben Bedingungen entwickelten Pflanzen recht beträchtlich sind; dass zweitens die primären Teile der Bündel in der oberen und mittleren Stamm-Region der einzelnen Objekte ungleich weit ins Mark vortreten; dass drittens diese Teile in sehr verschiedener Weise mit mechanischen Zellen ausgestattet sind, und dass endlich die Breite und Festigkeit der Markstrahlen in jener Region individuell wech-

selnd sind. Alle diese Umstände machten es sehr schwierig, genaue Masse zu gewinnen. Und dabei ist mit ihnen die Wandstärke der einzelnen Holzzellen noch gar nicht berührt, die selbst wieder ungleich ist. Nach mancherlei Versuchen gab man daher das Messen auf und beschränkte sich auf eine sorgfältige vergleichende Betrachtung der Querschnitte aus den verschiedenen Regionen der Stämme. — Im Folgenden sind die Masse, soweit sie ausgeführt worden, teilweise angegeben, doch ist ihnen, wie erwähnt, nur ein bedingter Wert beizulegen; immerhin mögen sie dem nicht mit den Objekten vertrauten Leser einige Anhaltspunkte gewähren.

Das hier für den Wirsing Gesagte gilt ebenso für den Kohlrabi und die Sonnenblume.

a) Hypertrophische Pflanzen.

1. Versuch. An der Achse stehen 17 grosse Blätter, die bis zum Schlusse des Versuches erhalten bleiben; sie hat eine Höhe von 54,5 cm. Die Last wird in 53 und 51 cm Höhe angehängt; sie beträgt anfangs 500 gr und steigt bis zu 6700 gr. Beginn des Versuchs 4. April, Schluss 10. August. — Im oberen Teile der Achse zeigt der Holzkörper dasselbe Bild, das man an den daneben stehenden unbelasteten Objekten beobachtet. Der Holzteil ist nicht verstärkt. Es sind kräftige Hartbastsicheln von weisser Farbe vorhanden, wie sie sich auch in unbelasteten Stämmen finden. Die fleischige Region hat im Holzteil ebenfalls keinen Zuwachs erfahren; zu den primären Bastbündeln sind einzelne sekundäre getreten. Im unteren Teile endlich lässt sich am Holzteile ebenfalls keine Verstärkung wahrnehmen; der Hartbast dagegen ist sehr kräftig ausgebildet; innerhalb der primären Stränge sind zahlreiche sekundäre gebildet, alle mit braunen verholzten Wänden.

2. Versuch. Achse etwas schwächer, als die des ersten Versuches. Sie hat 47 cm Länge, und ist mit 15 Blättern versehen. Die Last wird in 44 und 43 cm Höhe angebracht; sie beträgt zu Beginn des Versuches 490 gr und steigt bis zu 2250 gr. Beginn und Ende wie im vorigen Versuch.

Der obere und der fleischige Teil der Achse stimmt im Bau mit dem des ersten Falles überein; der untere weicht dadurch ab, dass er nur sehr wenige sekundäre Bastbündel erzeugt hat. Im Marke findet sich eine stark entwickelte Gruppe von Sklerenchym-Zellen.

3. Versuch. Die 52 cm hohe, kräftige Achse ist mit 18 Blättern

versehen, von denen aber bald zwei basale absterben. Die Last wird in 51 und 50 cm Höhe angehängt und beträgt anfangs 500, am Schlusse fast 6000 gr. Versuchsdauer wie früher.

Im Bau des oberen und fleischigen Teiles ergaben sich dieselben Verhältnisse, wie in den vorigen Versuchen; im unteren sind sekundäre Bastbündel vorhanden; aber nicht in der Stärke und Zahl, wie sie in der ersten Achse beobachtet wurden.

Die eben beschriebenen anatomischen Verhältnisse der drei belasteten hypertrophischen Pflanzen stimmen in den wesentlichen Punkten mit denen überein, die man an unbelasteten beobachtet. Neben den drei belasteten waren drei unbelastete hypertrophische Pflanzen aufgestellt, alle sechs also denselben äusseren Bedingungen ausgesetzt. Im Bau der Holzteile liessen sich keine Unterschiede erkennen, in der Zahl der sekundären Bastbündel dagegen waren die unbelasteten Stämme unter sich ebenso verschieden, wie die belasteten. Ein bestimmter Schluss auf den Einfluss der Last auf die Bildung der sekundären Baststränge liess sich daher nicht ziehen. Sollte dieser Einfluss in der Tat vorhanden sein, so wäre er jedenfalls nicht gross und erst durch eine beträchtliche Anzahl von Versuchen festzustellen. Am wichtigsten für die Beurteilung ist das Verhalten des obersten Stammteiles mit den dünnwandigen Elementen am Orte der Holzzellen und mit den grossen Siebteilen. An ihm durfte man zuerst eine Wirkung der Last erwarten. Aber es waren in den belasteten Achsen in jener Region weder feste Holzzellen noch geschlossene Bastbündel erzeugt worden; die beiderlei Stämme verhielten sich vielmehr durchaus gleich. — Im einen der belasteten fand sich, wie erwähnt, in der Mitte des Markes eine Gruppe von Sklerenchym-Zellen; allein auch daraus liess sich kein Schluss ziehen, da auch im Marke unbelasteter Stämme solche Gruppen vorkommen.

Nach allem ergibt sich aus der Vergleichung der beiderlei hypertrophischen Stämme, dass die künstliche Belastung auf die Bildung mechanischer Zellen keinen oder, wenn überhaupt, dann nur einen sehr geringen Einfluss hat.

b) Normale Pflanzen.

1. Versuch. Die Pflanze ist kräftig und hat einen reichen Blütenstand. Die Last wird über zwei Blättern in 56 und 59 cm Höhe angehängt; sie beträgt anfänglich 500 gr und steigt bis zu 5850 gr. Die Behandlung der Objekte im übrigen gleicht durchaus der bei den hypertrophischen

angewandten. — Der Fruchtstand mit allen Samen hat am Ende ein Gewicht von 45 gr.

Die anatomische Untersuchung ergibt Folgendes. Der Holzteil des Bündelkörpers in der oberen Stamm-Region hat einen mittleren Durchmesser von 32,1 mm, hier wie bei den folgenden Angaben in annähernd 70facher Vergrösserung bestimmt. Die primären Bastbündel sind kräftig, sekundäre aber nicht erzeugt. Im fleischigen Teile beträgt der Durchmesser des Holzkörpers 47,3 mm; auch hier sind zu den primären Hartbastbündeln keine neuen gebildet. Das Xylem des unteren Stammteiles hat einen Durchmesser von 124,3 mm. Die Elemente des Hartbastes sind dickwandig und von brauner Farbe; sekundäre Stränge wurden auch hier nicht erzeugt.

2. Versuch. Pflanze etwas schwächer als vorige. Die Last wird in 50 und 52 cm Höhe angebracht; sie beträgt zu Anfang 500 gr, und steigt bis zu 3153 gr. Das Gewicht des Fruchtstandes war grösser, als im ersten Versuch: es betrug 63 gr.

Die am Schluss vorgenommene Untersuchung lehrt, dass der Holzring im oberen Stammteile einen mittleren Durchmesser von 28,5 mm hat, und dass nur primäre Hartbastbündel vorhanden sind. Im fleischigen Teile beträgt der mittlere Durchmesser des Holzteiles der Stränge 46,4 mm. In der unteren Stamm-Region endlich hat der Holzteil einen Durchmesser von 177,7 mm; zu den primären Bastbündeln sind sekundäre in mässiger Anzahl getreten.

Auch neben den beiden belasteten Pflanzen wurden zwei unbelastete normale aufgestellt.

An der ersten beträgt der Durchmesser des Holzteiles in der oberen Stamm-Region 38 mm; sekundäre Hartbaststränge sind nicht erzeugt. Im fleischigen Teile hat der Holzring 55,5 mm im Durchmesser; auch hier fehlen die sekundären Bastbündel. In der unteren Region beträgt der Holzdurchmesser 240 mm; sekundäre Bastbündel sind vorhanden, aber nicht in grosser Zahl.

Die zweite Pflanze hat in der Mitte des oberen Stammteiles einen Holzdurchmesser von 32,4 mm; sekundäre Bastbündel fehlen. In der fleischigen Region ist der Durchmesser des Xylems 49,8 mm, in der unteren 109 mm stark. Sekundäre Bastbündel sind weder dort, noch hier vorhanden.

Der besseren Uebersicht halber stellen wir die bei ungefähr 70facher Vergrösserung gewonnenen Zahlen zusammen.

a. Belastete Stämme.

	Oberer Teil	Fleischiger Teil	Unterer Teil
1)	32,1 mm	47,3 mm	124,3 mm
2)	28,5 „	46,4 „	177,7 „
Mittel	30,3 mm	46,8 mm	151,0 mm

b. Unbelastete Stämme.

	Oberer Teil	Fleischiger Teil	Unterer Teil
1)	38 mm	55,5 mm	240 mm
2)	32,4 „	49,8 „	109 „
Mittel	35,2 mm	52,6 mm	174,5 mm

In diesen Versuchen zeigen die belasteten Stämme nicht nur keine Zunahme gegenüber den unbelasteten, sondern diese weisen im Durchschnitt grössere Zahlen auf, als jene, ein Verhältnis, das hauptsächlich durch die starke unbelastete Pflanze 1 bestimmt wird. Wir dürfen somit schliessen, dass auch bei diesen Objekten die künstlich angebrachte Last auf die Erzeugung mechanischer Zellen keine sichtbare Wirkung ausgeübt hat. Und doch betrug in einem Falle das angehängte Gewicht ungefähr das 50fache, im andern sogar das 130fache des Fruchtstandes.

b) Versuche mit Helianthus annuus.

Nachdem schon im Sommer 1900 mit Stämmen der Sonnenblume einleitende Experimente angestellt worden waren, wurden im Sommer 1901 mit 2 normalen und 2 hypertrophischen Pflanzen, die sich an Stärke paarweise entsprachen, Druckversuche ausgeführt. Als die Achsen genügende Stärke erlangt hatten, hängte man die Last in der beim Wirsing angewandten Art an, ein Verfahren, das durch die Rauhhaarigkeit der Pflanze erleichtert wurde. Zur Belastung dienten Gewichtsstücke oder Bleimassen. Der nötigen Festigkeit halber wurden die Stämme lose an kräftigen Stäben befestigt.

Die Versuchs-Objekte standen an geschützter Stelle im Freien, neben ihnen noch eine unbelastete hypertrophische und eine ebenfalls unbelastete normale Pflanze.

Die Belastung begann im Juli mit 1,5—2 kg; sie wurde gesteigert im Anfang und weiter in der Mitte des August und endlich zum letzten Male am 16. September. In der ersten Zeit krümmten sich die Stämme unter der angehängten Last; sie wären zerknickt, wenn man sie nicht

angebunden hätte. Später dagegen erlangten sie grosse Festigkeit. Die näheren Verhältnisse ergeben sich aus Folgendem:

		Höhe des Stammes in Metern	Höhe, in der die Last angebracht war, in Metern	Höchste Belastung in Kilogramm
1a	hypertrophische Pflanze	1,65	1,45	13,3
1b	normale „	2,55	2,40	12,8
2a	hypertrophische „	2,80	2,40	19,0
2b	normale „	3,1	2,60	18,6

Da der Herbst aussergewöhnlich milde und günstig war, so hielten sich die Objekte den ganzen Oktober hindurch frisch. Erst in den ersten Tagen des November traten kalte Nächte ein, die die Beendigung der Versuche herbeiführten.

Um die Grösse der übernormalen Belastung zu bestimmen, der die Pflanzen in den Versuchen ausgesetzt waren, führen wir das Gewicht der Fruchtstände an. Ein grosser Kopf einer Pflanze der einköpfigen Rasse, an dem der Blütenboden und die Hüllblätter noch frisch, die Früchte aber fast reif waren, hatte, als er am 3. Oktober abgeschnitten wurde, ein Gewicht von 1360 gr. Der endständige Kopf einer Rasse mit mehreren Blütenständen wog zu derselben Zeit 720 gr, die beiden darauf folgenden 360 gr, alle drei sonach 1080 gr. Die Last, der die Objekte in unseren Versuchen ausgesetzt waren, betrug also das 10—15 fache derjenigen, die sie unter normalen Verhältnissen zu tragen haben.

Die Pflanzen wurden, wie erwähnt, belastet, sobald die Achsen einige Tragfähigkeit erlangt hatten. An den hypertrophischen Pflanzen trat nun ein Verhalten ein, das an den mit Köpfen versehenen nicht beobachtet wurde. Es blieb der über dem Bande gelegene obere Teil der Achse im Dickenwachstum zurück, während der darunter befindliche kräftig anschwoll. Am deutlichsten zeigte sich dies an dem ersten hypertrophischen Objekt; hier hatte der Stamm oben in geringer Entfernung vom Bande 35 mm, nahe unter diesem dagegen 52 mm. Die Messung wurde Mitte August ausgeführt. An dem andern hypertrophischen Objekte waren die Verhältnisse ähnlich, aber der Unterschied weniger gross.

Nach der Beendigung des Versuches im November nahm man die histologische Untersuchung vor.

Zunächst wurde die unbelastete normale Pflanze mit den belasteten

normalen verglichen. Man stellte Querschnitte der drei Stämme aus einer Höhe von 20 cm über dem Boden her. Das nicht belastete Objekt hatte hier im Durchmesser 3,3 cm, das eine belastete 3,5 cm, das andere 3,6 cm. Die drei Achsen waren also im Umfange nur wenig von einander verschieden.

Um ein ungefähres Mass der Stärke der drei Holzkörper für sich zu erhalten, wurde der radiale Durchmesser des interfaszikularen Holzes auf Querschnitten bestimmt, die verschiedenen Orten entnommen waren. Man verfuhr dabei wieder in der Art, dass man eine Reihe von beliebig herausgegriffenen Stellen solcher Schnitte bei schwacher Vergrösserung mit der Camera zeichnete und dann durch Messung den mittleren Durchmesser des fraglichen Gewebes, von der Markgrenze an bis zum Cambium gerechnet, ableitete. Er betrug bei der unbelasteten Achse 10,4 cm, bei der einen belasteten 10,8, bei der andern aber nur 7,6 cm. Da es sich hier nur um Verhältniszahlen handelte, so wurden die Grössen nicht auf absolutes Mass zurückgeführt.

Hiernach liegt also die Tatsache vor, dass die eine belastete Pflanze einen schwächeren mechanischen Zylinder bildete, als die unbelastete, wogegen die andere die unbelastete um ein Geringes übertraf. Der Unterschied zwischen den beiden ersten ist nicht unbeträchtlich; er wird ausgedrückt durch die Zahlen 10:7.

Die angeführten Beobachtungen sprechen gegen den Einfluss der künstlichen Belastung auf die Entwickelung der mechanischen Elemente. Allein es wäre möglich, dass sich die Wirkung zwar nicht in der Zahl der Elemente, wohl aber in deren Wandbau äusserte, dass die Holzzellenwände in der belasteten Pflanze grösseren Durchmesser erhielten, als die in der unbelasteten. Um hierüber Klarheit zu erlangen, wurden Gruppen von Holzzellen aus den beiderlei Stämmen bei stärkerer Vergrösserung mit der Camera gezeichnet und dann verglichen. Auch diese Untersuchung liess keinen Unterschied erkennen. Die Wände waren in beiden Stämmen gleich stark.

Hiernach dürfen wir annehmen, dass die Belastung unserer Pflanzen innerhalb der angegebenen Grenzen keinen Einfluss auf die Zahl und Ausbildung der mechanischen Elemente des Holzkörpers hat. Jedenfalls gilt dies, soweit es sich um die sichtbaren Dinge handelt.

Wir haben bisher nur den Holzring ins Auge gefasst, in der Annahme, dass er durch die Tätigkeit des Cambiums am leichtesten verstärkt werden könne. Die übrigen mechanischen Elemente, Collenchym

und Hartbastzellen werden früh in Bündeln oder Platten angelegt, die die Zahl ihrer Elemente zwar nicht vermehren, wohl aber deren Wände verstärken könnten. Auch an ihnen nahm man jedoch keine Veränderung infolge der Belastung wahr.

Wenden wir uns nun zu den hypertrophischen Objekten. In der unbelasteten mächtigen Pflanze hat der Holzring auf mittlerer Stammhöhe, in der vorhin beschriebenen Art und bei derselben Vergrösserung gemessen, einen mittleren Durchmesser von 12 cm. — Nicht ganz so stark entwickelt ist der Holzkörper des mit 19 Kilo belasteten Stammes; sein mittlerer Durchmesser beträgt 10,8 cm. — Die stärkste Ausbildung weist die mit 13,3 Kilo belastete Achse auf; ihr Holzkörper misst im Durchmesser 13 cm.

Ebenso wie für die mittlere Stammhöhe, wurde auch für die obere und untere Region die Stärke des Holzringes bestimmt. Die dabei gewonnenen Zahlen entsprechen ziemlich genau den angegebenen und brauchen daher nicht einzeln aufgeführt zu werden.

Wie die Zahlen lehren, ist das Verhältnis hier ähnlich wie in den normalen Pflanzen. Der schwächer belastete Stamm hat im Holzkörper den grössten Durchmesser, dann folgt der unbelastete und hierauf der am stärksten belastete mit dem kleinsten Durchmesser. Dabei ist noch zu beachten, dass der Holzkörper dieser dritten Pflanze in seiner äusseren, etwa 1 cm breiten Region sehr locker gebaut war, aus breiten Markstrahlen und schmalen Holzstreifen bestand, während die Ringe der beiden ersten Objekte festeres Gefüge aufwiesen.

Die eben besprochenen Versuche mit belasteten und unbelasteten normalen und hypertrophischen Pflanzen begründen den Schluss, dass die beiderlei Achsen, wenn in aufrechter Stellung durch einen Druck belastet, der das 10—15fache dessen beträgt, dem sie unter normalen Verhältnissen durch ihre Fruchtstände ausgesetzt sind, ihre mechanischen Elemente nicht verstärken. Dieses Ergebnis stimmt mit dem bei der Untersuchung des Wirsing gewonnenen überein.

Die bisher angewandten Belastungen stiegen bis zu 19 Kilogramm. Man konnte sich nun fragen, ob nicht mit Druckkräften, die über diese Grenze hinausgingen, eine Veränderung der Gewebe zu erreichen sei. Es musste jedoch darauf verzichtet werden, Versuche mit grösseren Gewichten anzustellen, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil die Basis auch der kräftigsten Blätter keine genügende Stütze für das Anhängen solcher Gewichte bot. Auch der Gedanke, an hypertrophischen

Pflanzen zu den angehängten noch Gewichte einwirken zu lassen, die man der Schnittfläche in geeigneter Form aufsetzte, erwies sich als nicht ausführbar. Versuche dieser Art lassen sich, wie wir sehen werden, wohl anstellen, aber es bedarf dazu besonderer Objekte und der Kultur in geschützten Räumen; an grossen, im Freien wachsenden Pflanzen ist das Verfahren schwerlich anwendbar, vollends, wenn es sich um Versuche von 3—4 monatlicher Dauer handelt.

Im Jahre 1902 wurden die Versuche wieder aufgenommen. In den früher ausgeführten Experimenten war die Frage offen gelassen worden, ob der auf die junge, noch wenig oder nicht verholzte Achse ausgeübte Druck eine Beschleunigung in der Entwickelung der mechanischen Elemente verursache oder nicht. Da es ursprünglich nicht im Plane unserer Arbeit lag, diese Seite des Problems zu verfolgen, die, wie man annahm, durch *Heglers* Untersuchung erledigt war, so wurden nur zwei Versuche angestellt.

An jungen, rasch wachsenden Pflanzen, die eben ihrer Köpfchen beraubt waren, wurde am 10. Juli in einer Höhe von 1,2 m über dem Erdboden je ein Gewicht von 1 kg aufgehängt. Da sich die jungen Teile der Achsen unterhalb der Anhängungsstellen der Gewichte schwach Sförmig bogen, so verringerte man die Last zunächst auf die Hälfte, steigerte sie aber nach einer Woche wieder auf die anfängliche Grösse. Nach und nach wurde die Last erhöht; an der einen Pflanze auf 2,9 kg, an der andern auf 3,1 kg. Der Versuch dauerte bis zum 7. August.

Die Folgen der Belastung zeigten sich zunächst äusserlich; unter der Anhängungsstelle der Gewichte waren die Achsen nicht unbeträchtlich stärker verdickt, als darüber. Der Umriss der ersten Pflanze war elliptisch geworden. Ueber dem Orte, an dem die Last angehängt war, mass der kleine Durchmesser 17,6 mm, der grosse 21 mm; gleich unter jener Stelle betrug die Länge des kleinen Durchmessers 22,1 mm, die des grossen 23,6 mm. — An der andern Pflanze, die oben kreisförmigen Umriss hatte, mass der Durchmesser der Achse dicht über der Anhängungsstelle des Gewichtes 22 mm, 5 cm darunter 23 mm, 7 cm tiefer 26,4 mm, 10 cm tiefer erhält der Querschnitt elliptische Form mit einem kleinen Durchmesser von 26,3 mm, einem grossen von 28,2 mm. Diese Stärke bleibt auf längerer Strecke erhalten, dann nimmt sie wieder etwas ab, bis zu 25 mm bezw. 26,2 mm und bewahrt nun diesen Umfang bis zum Boden.

Die histologische Untersuchung lehrt, dass in beiden Stämmen der

Holzkörper dicht unter der Belastungsstelle stärker entwickelt ist, als unmittelbar darüber. Dort haben erstens die Bündel im ganzen einen grösseren radialen Durchmesser als hier; zweitens ist dort die Masse der verholzten Elemente im Gefässteile grösser als hier. Und zwar ist diese Verschiedenheit zwischen den beiden Regionen grösser, als man sie an gleich weit von einander entfernten Querschnitten der entsprechenden Höhe normaler Stämme beobachtet. Von dem Unterschiede im Bau der beiden Regionen unserer Stämme überzeugte der Anblick alsbald; die Bemühungen aber, ihn durch Messen genau zu bestimmen, wurden aufgegeben, da die Ungleichheit im Durchmesser der Bündel auf dieser Stammhöhe noch sehr gross ist und ein mittleres Mass daher schwer abzuleiten war.

Aus diesen Versuchen dürfen wir schliessen, dass der auf die junge Pflanze ausgeübte hohe Druck erstens eine Verdickung der Achse, zweitens eine Beschleunigung und Verstärkung der mechanischen Elemente des Holzkörpers zur Folge hat. Hierbei handelt es sich jedoch höchst wahrscheinlich nicht um einen unmittelbaren Einfluss des Druckes auf die Bildung der mechanischen Zellen, sondern um eine durch den Druck verursachte Hemmung des Längenwachstums der Achse, die nun erst die Verstärkung der mechanischen Elemente zur Folge hatte. — Auch hört dieser Einfluss nach unseren vorhin mitgeteilten Ergebnissen offenbar bald auf. Auch ein beträchtlich stärkerer Druck wird wirkungslos, sobald der Stamm seine mittlere normale Stärke erlangt hat.

c) Versuche mit Phyllocactus.

Auch mit den früher genannten Formen dieser Gattung wurden Belastungsversuche angestellt. Es dienten dazu, hauptsächlich kräftige dreikantige Sprosse, die ihrer sämtlichen Knospen beraubt worden waren, sich dann bewurzelt und in zwei oder drei Jahren ihr Parenchym und ihre Holzkörper und Rindenbündel anomal entwickelt hatten. Sechs solcher Objekte wurden mit gebogenen Bleibändern belastet, die man dem Scheitel aufhängte. Auch hier wurde mit einem geringen Gewicht begonnen, nach und nach aber die Last bis zu einer Höhe gesteigert, die im Hinblick auf die tragenden Körper als ausserordentlich bezeichnet werden darf. Sie stieg bis zu 500, 600 und 750 gr und wirkte viele Monate lang. Es versteht sich von selbst, dass die Achsen auch hier dadurch gestützt wurden, dass man sie locker an Stäbe band.

Bei der histologischen Untersuchung fand sich, dass die anomalen

Bauverhältnisse der Sprosse unverändert geblieben, dass weder Holz- noch Bastzellen erzeugt worden waren. Die schon zu Beginn des Versuches vorhandenen mechanischen Elemente und der üppig entwickelte parenchymatische Schwellkörper, hauptsächlich wohl dieser, hatten die grosse Last getragen.

Der Erfolg des Versuches entsprach also den an den anderen Arten gemachten Erfahrungen.

d) Versuche mit der Kartoffel.

a) Mit etiolierten Sprossen.

Alle bisher den Druckkräften ausgesetzten Sprosse waren grün und befanden sich während der ganzen Versuchsdauer unter den gewöhnlichen äusseren Bedingungen. Da nichts der Annahme im Wege stand, dass sich etiolierte Triebe abweichend verhalten könnten, so beschloss man, auch mit solchen Körpern einen Versuch anzustellen.

Als Objekte dienten kräftige etiolierte Triebe der Sechswochen-Kartoffel, die einzeln den Scheitel der Knolle einnahmen; und zwar wählte man solche Sprosse aus, die am Scheitelende starke Seitenglieder gebildet hatten und daher wie gegabelt aussahen. Nachdem die Achsen locker an Stäben befestigt waren, wurden an breiten, durch die Gabelungen gelegten Bändern auf zwei einander entgegengesetzten Seiten die Gewichte aufgehängt. Die Höhe der Belastungsstellen über dem Topfe schwankte zwischen 36 und 44 cm. Auch hier begann man mit einem geringen Gewicht, 200—300 gr, und steigerte die Last allmählich. In einem Falle gelang es, sie bis zu 1479 gr zu erhöhen; im andern stieg sie bis zu 900 gr und 1000 gr. Die Objekte wurden stets im Dunkeln gehalten und bildeten teils über, teils unter der Belastungsstelle lange Seitensprosse.

Als man nach dem Abschlusse des Versuches, der 31 Tage dauerte, die Achsen histologisch untersuchte, fand sich kein Unterschied zwischen den Regionen über und unter der Belastungsstelle, und ebenso wenig eine Verschiedenheit zwischen den belasteten und daneben stehenden unbelasteten Trieben. In den grossen Gefässbündeln waren Holzzellen gebildet, ebenso Bastzellen, die in kleinen Gruppen am Umfange des Bündelringes standen. Lange, derbwandige Elemente fanden sich ferner an der inneren Grenze der Weichbaststränge, die von dem Ringe aus ins Mark vorragen. Die Zahl der mechanischen Zellen nahm am basalen Ende sowohl im Holz- wie im Bastteile zu. — In allen erwähnten

Punkten verhielten sich nun die belasteten und unbelasteten Triebe gleich. Der am stärksten belastete Spross schien zwar seine mechanischen Elemente etwas verstärkt zu haben, aber ein deutlicher Unterschied war auch hier nicht vorhanden. Besonders sei noch erwähnt, dass auch die Wanddicke der mechanischen Zellen in den beiderlei Objekten, soweit sich wahrnehmen liess, gleich war.

Hiernach dürfen wir annehmen, dass auch etiolierte Sprosse, wenn sie einer vertikal wirkenden Belastung ausgesetzt werden, die Zahl und Stärke ihrer mechanischen Elemente nicht erhöhen.

b) Mit Knollen.

Obwohl die ursprünglich gehegte Ansicht, dass die Holzzellen, deren Entstehung in den Knollen der Kartoffel und der Oxalis crassicaulis hervorgerufen wurde, eine Wirkung der Last seien, die das Spross-System am Scheitel des Organs bildet, längst aufgegeben war, schien es doch nicht überflüssig, die Sache noch experimentell zu entscheiden.

Zu dem Ende wählte man drei annähernd gleich starke, völlig turgeszente Knollen einer frühen Rasse aus, und entfernte von den Enden durch horizontale Schnitte — die Knollenachse vertikal gedacht — kleine Gewebekappen, so zwar, dass die bleibenden Teile gleich hoch waren. Diese nun stellte man auf dem Boden einer grossen Porzellanplatte in der Art auf, dass sie die Ecken eines gleichseitigen Dreiecks einnahmen, legte auf die oberen Schnittflächen kleine Holzplatten und belastete sie dann mit einem Gewichtsstücke von 20 kg. Auf jeder Knolle ruhte demnach die grosse Last von beinahe 7 kg. Ueber die Vorrichtung wurde eine mit Fliesspapier ausgekleidete Glasglocke gestellt und das Ganze diffuser Tagesbeleuchtung ausgesetzt.

Der Versuch dauerte zwei Monate. In diesem Zeitraume bildeten die Knollen Keimsprosse mit zahlreichen Wurzeln, denen man zuweilen kleine Mengen von Wasser zuführte. Der Stoffwechsel in den Knollen war also stets lebhaft.

Allein trotz der starken Belastung bildete keine der drei Knollen mechanische Zellen. Das Gewebe war, wie die Untersuchung nach der Beendigung des Versuches lehrte, turgeszent und wohl erhalten, und noch reichlich mit Stärke versehen, aber weder von Holz-, noch von Bastzellen fand sich eine Spur.

Daraus ergibt sich der Beweis, dass die Bildung der Holzzellen in den Knollen der Kartoffel und der Oxalis, die man in den wiederholt

erwähnten Versuchen beobachtete, nicht durch den Druck verursacht wurde, welchen das Eigengewicht des auf ihr ruhenden Spross-Systems ausübte, — dieses Eigengewicht bloss als Last gedacht, die auch durch eine dem Körper fremde, beliebige andere ersetzt werden könnte. — Die weitere Frage, ob der Körper dieselbe Last dann als Druck empfindet, wenn sie einen Teil seines Selbst ausmacht, wenn sie als Gewicht eines mit ihm in organischem Zusammenhange stehenden Gliedes auftritt, oder ob sie auch dann nicht auf ihn wirkt, ist mit unseren Versuchen nicht entschieden. Um sie zu beantworten, bedarf es offenbar eines ganz anderen Vorgehens. Auf diesen verwickelten Gegenstand werden wir später zurückkommen.

2. Zugversuche.

a) Wirkung des Zuges auf vertikale Achsen.

Versuche mit Helianthus annuus.

Wie wir gesehen, haben Druckkräfte, deren Grösse das 10—15 fache derjenigen darstellt, die die Pflanze durch ihren eigenen Blütenstand erfährt, keinen Einfluss auf die Ausbildung ihrer mechanischen Elemente. Um diese Versuche zu ergänzen, sodann aber, um grössere Kräfte einwirken lassen zu können, wurde eine Reihe weiterer Experimente angestellt, in denen die Last nicht als Druck, sondern als Zug wirkte. Die ersten dieser Versuche fanden im Sommer 1902, die folgenden im Sommer 1903 statt.

Da es sich um grosse Zugkräfte handelte und Rollen von genügendem Umfang und in ausreichender Zahl nicht zur Verfügung standen, so wurde bei der Ausführung der Versuche in folgender einfacher Weise verfahren. Starke, sorgfältig geglättete Stangen aus Tannenholz wurden über den Objekten auf senkrecht in den Boden eingeschlagenen Pfählen horizontal befestigt. Um die Achsen der Pflanzen legte man wieder breite Bänder, nun aber jedesmal unter einem Blattkissen. An den Bändern brachte man kräftige Schnüre an, die über die Stange geleitet und an ihrem freien Ende belastet wurden. Die hierbei eintretende Reibung war in Anbetracht der Grösse der Gewichte so gering, dass man sie vernachlässigen durfte. Der Ort, an dem das Band um die Achse geschlungen wurde, war verschieden; meist befand er sich in einer Entfernung vom Scheitelende, die bei $2^1/_2$—3 m hohen Pflanzen 60—80 cm betrug. In dieser Höhe war der Stamm genügend fest ge-

baut, um die Anfangslast tragen zu können; doch lehrten besondere, zu dem Zweck angestellte Versuche, dass das Gewicht dem Festigkeits-Modulus nahe war.

Wie bei den Druckversuchen wurden auch hier sowohl hypertrophische, als unverletzte Pflanzen angewandt. Zur Kontrolle dienende unbelastete Pflanzen der beiderlei Art wuchsen daneben.

Die Versuche begannen um die Mitte des Juli und dauerten bis tief in den Oktober, in dem zweiten, sehr günstigen Herbste sogar bis zum 12. November. Die Kraft wirkte also 3—4 Monate lang. Man begann mit einer Last von 7—8 kg, erhöhte sie allmählich und zwar im ersten Jahre bis zu 30 kg, im zweiten bis zu 50 und schliesslich bis zu 80 kg. Zum letzten Male steigerte man die Belastung am 16. September. Bei der Anwendung sehr hoher Zugkräfte war weniger zu besorgen, dass die Achse zerriss, als dass der Wurzelballen aus dem Boden gehoben wurde. Dies geschah in keinem Falle, allein man erkannte an einem der Versuchs-Objekte deutlich, dass die Grenze nahe war, bis zu der die Widerstandsfähigkeit des Wurzel-Systems reichte.

Nach der Beendigung der Versuche wurden die Stämme sämtlicher Objekte vergleichend auf ihre histologische Beschaffenheit untersucht. Man verfuhr dabei wieder so, dass den Achsen aus entsprechenden Höhen Querschnitte entnommen, verschiedene Regionen dieser Schnitte bei schwacher Vergrösserung gezeichnet und darnach die Stärke der Holzringe bestimmt wurden. An den belasteten Objekten achtete man ausserdem noch besonders auf den Bau der Achsen über und unter der Belastungsstelle.

Das Ergebnis dieser Bestimmungen entsprach durchaus dem bei den Druckversuchen erhaltenen. In keinem der belasteten Stämme, auch in den am höchsten belasteten nicht, liess sich ein Einfluss der Zugkraft auf die Bildung mechanischer Elemente nachweisen. Bald war der radiale Durchmesser des Holzkörpers in den zusammen gehörenden belasteten und unbelasteten Stammpaaren annähernd gleich; bald war der der belasteten Achse etwas stärker entwickelt, als der der unbelasteten, bald aber auch umgekehrt der des unbelasteten Stammes kräftiger, als der des belasteten. Ja, dieser Unterschied ging bei zwei hypertrophischen Achsen so weit, dass der radiale Durchmesser des Holzkörpers des belasteten Stammes in der Entfernung von 10 cm unter der Belastungsstelle 10—12 mm mass, während der unbelastete in der entsprechenden Höhe eine Stärke von 11—13 mm hatte.

Die Angabe der einzelnen Messungen glauben wir unterlassen zu dürfen.

Die Ergebnisse der Versuche über die Wirkung des Zuges bestätigen die Erfahrungen, welche bei den Druckversuchen gewonnen wurden. Selbst abnorm hohe Zug- und Druckkräfte sind also nicht imstande, die Bildung mechanischer Elemente in den hypertrophischen Pflanzen hervorzurufen, und ebenso wenig vermögen sie eine Verstärkung dieser Zellen in der normalen Pflanze zu bewirken.

Zu der Zeit, als die Versuche eingeleitet wurden, waren die oberen Teile der Achse noch wenig verholzt, die mittleren und unteren dagegen mit einem Ringe mechanischer Zellen versehen, der von oben nach unten an Stärke zunahm. Die jungen Teile setzten dem Zuge einen schwachen, die älteren einen stärkeren Widerstand entgegen. Ob der Zug auf die Entwickelung der mechanischen Zellen in jenen anfänglich einen Einfluss ausübte, wurde nicht untersucht. Hatte die fragliche Wirkung stattgefunden, so war sie jedenfalls erloschen, sobald der Holzkörper einige Stärke erlangt hatte. Wenn man jedoch die von *Ball* für die Keimpflanze des Helianthus annuus gewonnenen Erfahrungen auf die erwachsene Pflanze ausdehnen darf — und es ist kein Grund einzusehen, warum dies nicht geschehen sollte —, so fand keine derartige Wirkung statt.

In den Jahren, als die im Vorstehenden besprochenen Versuche ausgeführt wurden, galten die Angaben *Heglers* noch für richtig und man durfte sich daher vorstellen, dass in unseren Versuchen die Last auf die junge Achse einen Reiz ausübe, der die Entwickelung der mechanischen Zellen beschleunigte und ihre Verstärkung herbeiführte. Ich dachte mir ferner die jungen mechanischen Elemente noch genügend elastisch, und deshalb unter den grossen Druck- und Zugkräften so weit verkürzt oder gedehnt, dass die mit ihnen verbundenen lebendigen Zellen, vor allen die des Meristems, zu gesteigertem Wachstum gereizt würden. Und ganz besonders für die hypertrophischen Stämme glaubte ich annehmen zu dürfen, dass sie zur Bildung fester Holzzellen anstatt der dünnwandigen Elemente veranlasst werden würden. Da fand man nun, dass selbst ausserordentlich hohe Belastung ohne den erwarteten Einfluss blieb. Wie sollte man sich diese Tatsache erklären? Wurden die jungen Achsenteile und in den älteren der Holzkörper weder gedehnt noch verkürzt und erfuhren die diesem angelagerten lebendigen Elemente keinerlei Wirkung der Druck- und Zugkräfte? — eine Frage, die noch ganz besonders für die hypertrophischen Stämme galt.

Von dieser Frage war nur ein Schritt zu der weiteren, wie die Verhältnisse sich in unseren Bäumen gestalten. Wird die Last einer grossen Krone bloss von den toten mechanischen Zellen des Stammes getragen oder sind bei dieser Leistung auch die mit ihnen verbundenen lebendigen Elemente des Holz-Parenchyms und der Markstrahlen beteiligt und empfinden ihre Plasma-Leiber den von oben wirkenden Druck? Ferner, verhält sich nicht das mit dem mechanischen Gewebe in innigem Verbande stehende Cambium ähnlich, wie die eben genannten Zellenformen? Liesse sich eine solche Druckwirkung auf die lebendigen Elemente, besonders das Cambium, feststellen, so wäre damit die Möglichkeit gegeben, die Entstehung der mechanischen Zellen im Jahresringe zu erklären. Sie liesse sich vielleicht auffassen als eine Reaktion gegen den Druck, und es würde sich die offenbar vorhandene Proportionalität zwischen der in einer Vegetationsperiode erfolgenden Zunahme der Last der Krone und der in dem zugehörigen Jahresringe erzeugten Summe von mechanischen Elementen kausal verstehen lassen.

Das eben Gesagte betrifft lediglich die mechanischen Zellen im Jahresringe. Auf die verschiedenen Versuche, die Entstehung des ganzen Ringes physiologisch zu erklären, haben wir hier nicht einzugehen. Die Arbeiten und Ansichten *de Vries'*, *Sachs'*, *Krabbes*, *Russows*, *Wielers*, *Hartigs*, *Haberlandts*, *Strasburgers* und *F. Schwarzs* sind bekannt. Statt alles weiteren darf auf *Haberlandts*[1]) Zusammenstellung verwiesen werden.

Die Aufgabe, dem vorhin aufgeworfenen allgemeinen Problem experimentell nachzugehen, lag nicht im Plane dieser Untersuchung. Wohl aber bestand die Absicht, die etwa mögliche Wirkung des Zuges auf die jungen Teile der normalen und hypertrophischen Achsen genauer festzustellen, als die Arbeit *Balls* erschien. Da in ihr gerade die jungen Glieder der Helianthus-Keimpflanzen eingehend behandelt waren, und die Annahme, dass an der weiter entwickelten Pflanze die jungen Sprossteile sich anders verhalten würden, wenig für sich hatte, so wurde auf die weitere Verfolgung dieses Gegenstandes verzichtet.

Dagegen schien es notwendig zu sein, zum Verständnis des Verhaltens der verholzten Achsen gegenüber den hohen Druck- und Zugkräften einige Bemühungen anzustellen. Es war zu untersuchen, wie gross das Tragvermögen der mechanischen Gewebe der Sonnenblume ist, welche Belastung wir hätten anwenden können, bis die Grenze der

1) *Haberlandt, G.*, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904. S. 584 ff.

Tragfähigkeit überschritten worden und das Zerknicken oder Zerreissen der Körper eingetreten wäre.

Ueber die Festigkeits- und Elastizitäts-Verhältnisse der Bast- und Collenchym-Zellen verdanken wir *Schwendener*, *Ambronn*, *Weinzierl* und *Firtsch*[1]) eingehende Untersuchungen. Die Holzzellen kamen hierbei nicht in Betracht und speziell die Elemente des Helianthus-Stammes gehören nicht zu den untersuchten Zellenformen. Um ihre Eigenschaften festzustellen, hätte man in der von *Schwendener* angewandten Art vorgehen und den Trag- und Festigkeits-Modul der verschiedenen Elemente bestimmen können. Da es sich hier aber nur um annähernde Schätzung der Festigkeitsverhältnisse handelte, so wurde in folgender, ganz einfacher Weise verfahren.

a. Druckversuche. Einem Stamm mittlerer Stärke wurde in der Höhe von 1,4 m über dem Boden ein 33 cm langes Stück entnommen, sodann in dessen Mitte eine Länge von 10 cm durch Marken genau bezeichnet und dasselbe alsdann 24 Stunden lang mit einem Gewicht von 24 kg belastet. — Nach Ablauf dieser Zeit war keine Verkürzung der abgemessenen Strecke wahrzunehmen.

Nun liess man 4 Stunden lang eine Last von 30 kg einwirken. Auch jetzt war an der abgegrenzten Strecke keine Veränderung zu beobachten.

Da die Vergrösserung der Last in der angegebenen Art schwierig war, so wurden aus der peripherischen, Holzkörper und Rinde umfassenden, Stamm-Region Riemen geschnitten, diese an einem Stativ so aufgestellt, dass sie von dem Halter seitlich nicht gedrückt wurden, und nun von oben in geeigneter Weise belastet. Ein Riemen, der eine tangentiale Breite von 10 mm hatte, trug ein Gewicht von 10 kg, ohne wahrnehmbare Veränderung zu zeigen. Als aber die Last um 1 kg gesteigert wurde, zerknickte er. Der Versuch wurde wiederholt mit demselben Erfolge angestellt.

Da nun der Stamm im Umfang 115 mm mass, so folgt, dass man ihn hätte mit 115 kg belasten können, ohne dass er zerknickt wäre. Wahrscheinlich hätte er eine noch grössere Last getragen, da schon in der Stellung des zentrisch gebauten geschlossenen Körpers eine grössere Festigkeit begründet zu sein scheint, als in der eines schmalen Gewebe-riemens.

---

1) Vgl. die Uebersicht der Arbeiten der Genannten in *Haberlandts* physiol. Pflanzenanatomie. 3. Aufl. S. 585.

b. Zugversuche. Um auch die Zugfestigkeit annähernd zu bestimmen, verfuhr man in der von *Schwendener* angegebenen Weise. Es wurden Riemen aus dem peripherischen Gewebe, aus Holzkörper und Rinde genommen, die eine Breite von 5 mm hatten, mit dem einen Ende in die Klammer eines Apparates eingefügt, den ich zur Demonstration der Festigkeit der Gewebe hatte anfertigen lassen, und nun das untere Ende belastet. Zuerst wurden 5 kg angehängt. Nach 5 Stunden fand sich, dass eine auf dem Riemen bezeichnete Strecke von 20 mm Länge unverändert geblieben war. Auch 6 und 8 kg wurden noch getragen. Als man aber 10 kg anhängte, riss der Riemen an der oberen Befestigungsstelle. Der Versuch wurde mehrfach wiederholt, immer mit dem Ergebnis, dass der Riemen bei einer Belastung von 9—10 kg riss.

Nehmen wir nun an, dass der Riemen nur mit 8 kg belastet werden könne, ohne dass der Trag-Modul seiner mechanischen Elemente überschritten wird, dann folgt, dass der ganze ausgebildete Stamm bei einem Umfange von 115 mm wenigstens die 23fache Last, also 170—180 kg, — Zahlen, die aber gewiss zu niedrig sind — tragen könnte.

Ob die Zug- und Druckfestigkeit in der Tat so weit von einander abweichen, wie die Zahlen angeben, oder ob der Unterschied auf der Schwierigkeit beruht, die die Ausführung der Druckversuche bereitet, mag dahingestellt bleiben.

Die eben gewonnenen Zahlen lehren, dass auch die grössten, in unseren früher besprochenen Belastungsversuchen angewandten, Zug- und Druckkräfte beträchtlich hinter denen zurückblieben, die man ohne Schädigung der Pflanzen auf den entwickelten Stamm hätte einwirken lassen können; die einen hätten mehr als einen doppelt so grossen Zug, die andern mehr als den 5fachen Druck ertragen, ohne dass ihre Elastizitäts-Grenze erreicht worden wäre. Belastungen von solcher Grösse wären aber schon aus rein äusseren Gründen schwerlich an den Objekten anzubringen.

Ob nun die Achsen, hypertrophische wie normale, wenn man die Lasten wirklich bis zu der erforderlichen Höhe steigerte und auch ihre lebendigen Elemente bis in die Nähe der Elastizitäts-Grenze dehnte, den mechanischen Teil ihres Gewebes verstärkten, darf auf Grund unserer übrigen Versuche, sowie der von *Wiedersheim* und *Ball* gewonnenen Erfahrungen mit Recht bezweifelt werden. Alle bisher ausgeführten Untersuchungen sprechen vielmehr für die Annahme, dass künstlich

angebrachte Belastungen ohne Einfluss auf die Bildung der mechanischen Zellen sind oder doch nur geringe Wirkung ausüben.

Fasst man alles bisher Gesagte ins Auge, so ergibt sich zunächst die Vorstellung, als ob die Pflanze sich einen Körper toter mechanischer Elemente schüfe, auf den allein das Eigengewicht der Teile und fremde Belastung, wenn solche vorhanden, einwirkte, und als ob die lebendigen Gewebe sich gewissermassen nur an ihn anlehnten, selbst aber weder Zug noch Druck empfänden. — Ob diese Vorstellung aber der Wirklichkeit entspricht, ob nicht, wie früher schon als möglich angedeutet, Zug und Druck auch die lebendigen Elemente in irgend einer Form direkt beeinflussen, bleibt einstweilen unentschieden. Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass es ja auch Holzzellen mit lebendigem Inhalte gibt.

Die eben festgestellte grosse Druck- und Zugfestigkeit des Stammes der Sonnenblume wirkt auf den Betrachter zunächst überraschend. Erwägt man, wie gering die Last ist, die die Pflanze zu tragen hat, gegenüber der, die sie tragen könnte, so drängt sich die Frage auf, ob hier nicht das die ganze lebendige Natur beherrschende Prinzip des kleinsten Kräfteaufwands verletzt werde. Die Ueberraschung verschwindet, sobald man die Biegungsfestigkeit in Betracht zieht. Um auch hierüber Klarheit zu erlangen, wurden einige weitere einfache Versuche mit der Sonnenblume angestellt, über die jedoch nicht berichtet zu werden braucht. Es sei nur angeführt, dass die Biegungsfestigkeit der Achse von oben nach unten verhältnismässig rasch zunimmt und an und unter der Erdoberfläche das Maximum erreicht. Dieser Bau entspricht den Bedingungen, unter denen die Pflanze lebt. Der von einer Seite angreifende Wind wirkt auf die Achse wie auf einen langen vertikal stehenden Hebelarm, der oben und im mittleren Teile mit einem oder mehreren Blütenköpfen und mit umfangreichen Blättern besetzt ist, mit Organen, die der Kraft eine grosse Angriffsfläche bieten. Dementsprechend nimmt die Festigkeit des Stammes von oben nach unten zu und erreicht, wie erwähnt, den Höhenpunkt an der Erdoberfläche; hier befindet sich ja der am meisten gefährdete Querschnitt. Beobachtet man eine Pflanze bei mässig starkem Sturme, so gewinnt man alsbald den Eindruck, dass der Bau des Stammes mit den an ihn gestellten Anforderungen in vortrefflicher Weise übereinstimme.

Hier wie bei allen übrigen aufrechten Achsen kommt es also vor allem auf die Erreichung der nötigen Biegungsfestigkeit an, ein Punkt, auf den *Schwendener* mit Recht grossen Nachdruck gelegt hat. Dabei

wird sich in der Regel eine Druckfestigkeit ergeben, die, wie in unserem Beispiele, weit über das erforderliche Mass hinausgeht[1]). Hinsichtlich alles weiteren sei auf *Schwendeners* allbekanntes Werk und auf den ausgezeichneten Abschnitt über das mechanische Gewebe-System in *Haberlandts*[2]) Anatomie verwiesen.

b) Wirkung des Zuges auf horizontale Achsen.

Versuche mit dem Wirsing.

Durch *Schwendeners*[3]) Untersuchungen über die in den Körpern der höheren Pflanzen herrschenden mechanischen Bau-Prinzipien wurde zuerst die Bedeutung der I förmigen Träger für das Verständnis der Anordnung mechanischer Gewebe festgestellt. Der Verfasser dieser Zeilen hatte sich bei der Behandlung des Gegenstandes in den Vorlesungen oft die Frage vorgelegt, ob es nicht möglich sein sollte, die Bildung solcher Träger experimentell hervorzurufen. Es wurde nicht etwa daran gedacht, ihre Entstehung im primären Gewebe eines Scheitels zu bewirken, wohl aber daran, Stämme mit radiärem Bau und sekundärem Dickenwachstum durch Belastung in horizontaler Lage dahin zu beeinflussen, dass sie ihren mechanischen Ring auf zwei einander entgegengesetzten Seiten, an den Orten des maximalen Zuges und Druckes, verstärkten. Die Annahme des Gelingens solcher Versuche wurde gestützt durch die bekannten Angaben *Knights* über das exzentrische Wachstum von Bäumen, die Windströmungen von konstanter Richtung ausgesetzt sind. — Die Ausführung der Versuche unterblieb aber, da die dicotylen Pflanzen, die zunächst ins Auge zu fassen waren, sich nicht zu Versuchen zu eignen schienen. In ihrem Scheitelwachstum, in der Neigung zur Bildung von Sprossen auf der Oberseite und anderen Eigenschaften glaubte man Hindernisse zu sehen, die das Gelingen der Experimente beeinträchtigen könnten. Da lernte ich die Eigenschaften der hypertrophischen Objekte kennen: sie bildeten keine Holzzellen oder erzeugten sie nur in unvollkommener Weise, an ihnen war das Scheitelwachstum und die Bildung von Achselsprossen unterdrückt und sie waren überreich an Reserve-Stoffen. Bei ihnen schienen wichtige, unserer Aufgabe entsprechende

1) *Schwendener, S.*, Zur Lehre der Festigkeit der Gewächse. Sitzungsberichte der K. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1884. S. 1045 ff.

2) *Haberlandt, G.*, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904. S. 141 ff.

3) *Schwendener, S.*, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874.

Bedingungen erfüllt zu sein, und so wurde beschlossen, mit ihnen Versuche anzustellen. Dies geschah in folgender Weise.

Die ganze Pflanze mit samt dem Topfe wurde in horizontale Lage gebracht (s. die schematische Figur 15). Den Topf versenkte man mit seinem nach unten gewandten Teile in eine grosse, mit feuchter Erde gefüllte Schale, die auf einem Fussgestell von genügender Höhe stand. Die Achse wurde über eine an einem Stativ angebrachte Stütze

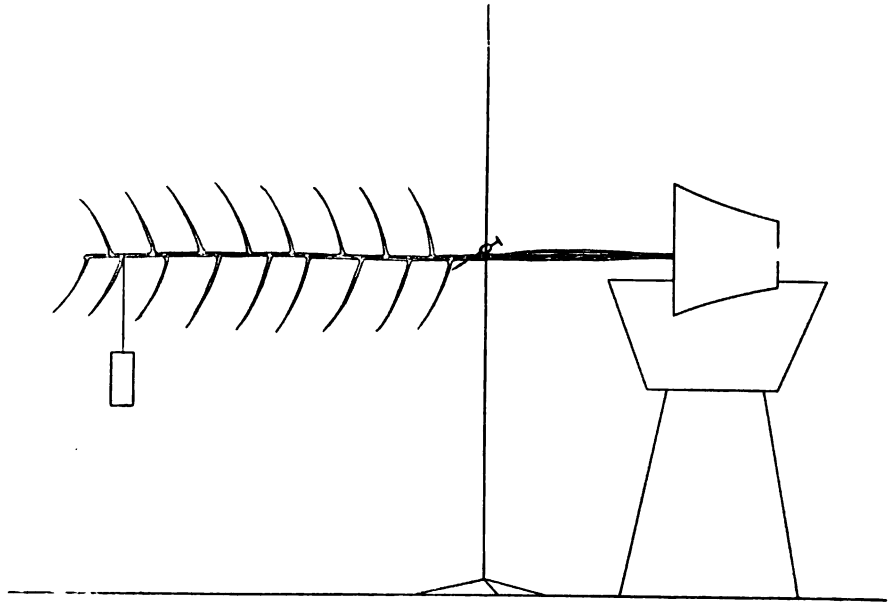


Fig. 15.

geleitet, deren Entfernung von der Basis etwa ein Drittel der Länge des ganzen Organs betrug. Der Stützpunkt befand sich nahe vor dem verdickten Teile der Achse, nicht weit vom untersten Blatte. Das Gewicht wurde in der Nähe des Scheitelendes befestigt, wieder mit Hilfe eines breiten Bandes, in das gebogene Bleistreifen gehängt wurden. Um dem Topfe die nötige Festigkeit zu verleihen, und den auf die Hebung desselben hinwirkenden Einfluss des Gewichtes unschädlich zu machen, wurde neben dem Fussgestell ein massives, durch eine Last beschwertes Stativ aufgestellt, dessen horizontaler Arm dem Topfe auflag und seine Hebung unmöglich machte. In der Figur ist dieser Teil der Vorrichtung nicht angegeben, ebenso die Belastung nicht, die am Fusse des die Stütze tragenden Stativs angebracht wurde, damit auch dieses die erforderliche Festigkeit erlange. Noch sei erwähnt, dass man den Topf, um ihn während der warmen Monate vor zu rascher

Verdunstung zu schützen, mit einer dicken Fliesspapierlage bedeckte, die häufig angefeuchtet wurde.

Hinsichtlich der statischen Verhältnisse bei der beschriebenen Anordnung des Versuches ist folgendes zu erwägen. Sehen wir zunächst von den Verschiedenheiten des anatomischen Baues in den drei Haupt-Regionen der Achse ab, so kann man sie als einen am einen Ende eingespannten Freiträger betrachten, der an dem in der Figur angegebenen Orte frei einer Stütze aufliegt. Die Spannungsverhältnisse, welche in einem solchen Träger unter der an seinem freien Ende erfolgenden Belastung entstehen, dürfen als bekannt vorausgesetzt werden[1]). Auf der Oberseite herrscht Zug-, auf der Unterseite Druckspannung. Die Spannungen erreichen ihre Maxima an den höchsten und tiefsten Punkten des Querschnittes, nehmen von da aus nach der Mitte oder, genauer, nach einem etwas unter der Mitte gelegenen Durchschnitte hin ab und gehen in diesem selbst durch O in einander über. Das grösste Biegungs-Moment entsteht an dem Unterstützungspunkte; hier befindet sich der am meisten gefährdete Querschnitt des Körpers. Ein zweites, aber nicht so grosses, Hauptbiegungs-Moment entsteht an der Einfügungsstelle der Achse im Topfe; hier haben wir den zweiten gefährdeten Querschnitt.

Nun ist aber der Stamm nicht überall gleich gebaut. Sein kurzes, basales Ende führt einen sehr festen Holzkörper. Dann folgt der fleischige Teil mit grossem Marke, kräftiger Rinde und mässig starkem Holzkörper. Daran endlich schliesst sich der längere Teil, in dem Mark und Rinde weniger entwickelt sind, als in der fleischigen Region, dessen Holzkörper aber wieder von festerer Struktur ist. In allen zum Versuche benutzten Objekten waren die Holzteile der Gefässstränge auch am Scheitelende schon mit Libriform-Lagen versehen, die Bastteile zwar noch nicht mit echten Bastzellen, wohl aber an ihrem Orte mit dem mechanisch leistungsfähigen Collenchym ausgestattet.

Dies alles in Betracht gezogen, ergibt sich, dass aus statischen wie anatomischen Gründen der am meisten gefährdete Querschnitt an der Unterstützungsstelle der Achse liegt, dem gegenüber der basale am Topfe schon seines Baues halber beträchtlich grösseren Widerstand leistet. Die Erfahrung zeigte, dass die gezogenen Schlüsse durchaus begründet waren.

Auf einen Umstand ist noch besonders hinzuweisen: die Achsen

1) S. *Weissbach, J.*, Lehrbuch der Ingenieur- und Maschinen-Mechanik. 5. Aufl. Braunschweig 1875. Bd. I. S. 462 ff. Bd. II. 4. Aufl. 1865. S. 132 ff.

hatten ihr Längenwachstum vollendet und es kam daher an ihnen der Einfluss nicht in Betracht, den *Bücher*[1]) später für wachsende, in horizontaler Lage gehaltene und an der Aufwärtskrümmung verhinderte Organe festgestellt hat.

Auch in diesen Versuchen begann man stets mit mässig starker Belastung, steigerte diese aber von Woche zu Woche. Die Biegung der Achse deutete an, dass man der Elastizitäts-Grenze stets nahe war. Wurde diese, was einmal vorkam, überschritten, dann brach die Achse und zwar am Unterstützungspunkte.

Es seien nun drei solcher Versuche kurz beschrieben.

1. Versuch. Die Länge der Achse vom Topfe an beträgt 51 cm. Die Stütze ist in 14 cm Entfernung vom Topfe aufgestellt, am Ende des verdickten Teiles. Die Last wird in 33 cm Entfernung von der Unterstützungsstelle aufgehängt. Einleitung des Versuches am 2. Mai, Ende am 8. August. Die Belastung beginnt mit 300 g und steigt allmählich bis zu 3020 g.

2. Versuch. Ganze Länge der Achse 45 cm, Entfernung der Stütze vom Topfe 18 cm. Länge des Hebelarmes von dem Stützpunkte bis zur Anhängungsstelle des Gewichtes 25 cm. Beginn des Versuches am 2. Mai, Ende am 7. August. Belastung am Anfang 300 g, am Schlusse 2500 g.

3. Versuch. Ganze Länge der Achse 54 cm. Entfernung der Stütze vom Topfe 15 cm. Länge des Hebelarmes vom Stützpunkte bis zur Anhängungsstelle des Gewichtes 30 cm. Beginn des Versuches am 3. Mai, Ende am 12. Juli, da infolge eines Versehens an einem Tage zweimal ein Gewicht von je 300 g angehängt wurde, was den Bruch der Achse bewirkte. Belastung am Anfang 300 g, am Schlusse 2200 g.

In den drei Versuchen krümmten sich die Achsen unter der wachsenden Belastung in ihren vorderen Teilen abwärts, so dass die Hebelarme etwas kürzer wurden. Die Abnahme war aber unbeträchtlich und braucht daher nicht im einzelnen angegeben zu werden.

Neben diesen Objekten wurden zwei weitere hypertrophische in horizontaler Lage aufgestellt, aber nicht belastet.

Die Versuche lieferten folgendes Ergebnis.

Was zunächst die zuletzt genannten unbelasteten Pflanzen betrifft, so verhielten sie sich wie die aufrecht stehenden; es liess sich an ihnen

1) *Bücher, H.*, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induction. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 43. Bd. Leipzig 1906. S. 271 ff.

keinerlei Bevorzugung im Wachstum der Ober- oder Unterseite des Holzkörpers oder beider gegenüber den Flanken erkennen. Es war also weder Hyponastie noch Epinastie eingetreten.

Anders die belasteten Objekte. In den drei Stämmen war die Ober- und Unterseite des Holzkörpers stärker gewachsen, als seine beiden Flanken. Der Unterschied war weniger ausgebildet in der Achse, die am 12. Juli brach, stärker aber in den beiden anderen (Taf. XI, Fig. 11; der Querschnitt entspricht der natürlichen Lage; er wurde dem am meisten belasteten Objekte entnommen). Die Verstärkung auf den beiden Seiten ist nicht gross, aber deutlich entwickelt. Hiezu kommt noch ein anderer wichtiger Umstand: an diesen Stämmen waren auf der Ober- und Unterseite sekundäre Hartbastbündel in solcher Zahl, Stärke und vor allem Anordnung erzeugt worden, wie man sie sonst nicht wahrnahm. Sie lagen vor den primär entstandenen Strängen und fanden sich am zahlreichsten auf der Oberseite, etwas weniger auf der Unterseite und beträchtlich sparsamer auf den Flanken. Die Wände der Elemente dieser Bündel waren wie die der primären stark verdickt, verholzt und von brauner Farbe. In der Figur, die den Querschnitt bei 2,4facher Vergrösserung wiedergibt, sind die Stränge durch die innere Reihe von Punkten am Umfange des Holzkörpers angedeutet (siehe Fig. 11 *h*, Taf. XI). Figur 16 nebenan gibt bei stärkerer Vergrösserung die primäre äussere und die sekundäre innere Schicht von Bastzellengruppen in ihren Umrissen wieder.

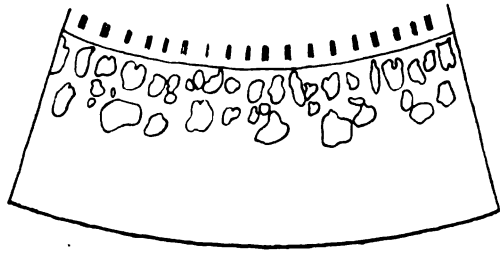


Fig. 16.

Die eben beschriebenen Unterschiede zwischen den verschiedenen Seiten des Querschnittes fanden sich an der Unterstützungsstelle der Achse und nach beiden Seiten bis zu einiger Entfernung davon. An dem fleischigen Teile, nach der Basis hin, war er kaum sichtbar, trat aber wieder auf an der Uebergangsstelle von dieser Region zu der stark verholzten basalen. Hier, also in der Nähe des zweiten gefährdeten Hauptquerschnittes, zeigte der mächtige Holzkörper keinen Unterschied im Bau seiner Seiten, wohl aber waren auf der Ober- und Unterseite wieder reichlich, an den Flanken nur sehr spärlich Hartbastbündel gebildet worden. — An dem vor dem Unterstützungspunkte gelegenen Achsenteile hörte der Unterschied zwischen den Seiten des Holzkörpers

bald auf, und es war auf der ganzen langen, vorn etwas gebogenen Strecke keine Bevorzugung der Ober- und Unterseite zu erkennen. Auch sekundäre Bastbündel waren hier nicht entstanden, die primären dagegen sehr kräftig ausgebildet.

Im folgenden Jahre (1901) wurden die eben beschriebenen Versuche wiederholt. Auf die Erörterung aller Einzelheiten glauben wir jedoch verzichten und uns darauf beschränken zu dürfen, die Ergebnisse mitzuteilen. Diese waren weniger eindeutig, als die im Vorjahre gewonnenen. Das eine in horizontaler Stellung belastete Objekt verhielt sich so, wie die eben besprochenen Pflanzen des vorhergehenden Jahres; das zweite wies die Folgen der Belastung etwas weniger deutlich auf, und das dritte endlich liess keine solchen wahrnehmen.

Später wurde der Versuch noch einmal angestellt, dieses Mal mit der Abweichung, dass der Unterstützungspunkt der Achse weiter nach der Basis, an den Ort verlegt wurde, wo der fleischige Teil des Stammes in den festen basalen übergeht. Auch hier trat wieder in der Nähe des Stützpunktes eine schwache Verstärkung der Ober- und Unterseite des Holzkörpers ein, aber die Erwartung, dass die ganze basale Region der Achse bis nach dem Topfe hin ihre mechanischen Elemente in entsprechender Weise verstärken würde, erfüllte sich nicht. Hier war kaum ein Unterschied zwischen den Seiten wahrzunehmen.

Versuche mit dem Kohlrabi.

Belastungsversuche mit horizontal gestellten Stämmen wurden ferner mit hypertrophischen Pflanzen des Kohlrabi ausgeführt; der Schwäche ihres oberen Achsenteiles wegen erwiesen sie sich aber weniger geeignet, als die des Wirsings.

Die Ausführung der Experimente geschah in der bei dieser Pflanze angewandten Art. Der Stützpunkt der Achse befand sich in geringer Entfernung von der Knolle. Die Länge des Hebelarmes betrug 25—30 cm. Die Belastung begann mit 150—170 g und stieg bis 400 g; unter ihr krümmten sich die Stämme stets in weitem Bogen abwärts. Dauer des Versuches 3—4 Monate.

Der Erfolg der Belastung war hier minder deutlich wahrnehmbar, als beim Wirsing. In zwei Stämmen waren Ober- und Unterseite des Holzkörpers etwas stärker verdickt, als die Flanken, in einem Falle nur die Unterseite und in einem Falle endlich war kein Unterschied zu sehen. — Die in horizontaler Lage unbelastet aufgestellten hypertrophischen

Achsen liessen in der Entwickelung ihres Holzkörpers keine Abweichung von den aufrecht stehenden erkennen.

Ueberblickt man alles, was über das Verhalten der in horizontaler Lage belasteten hypertrophischen Achsen gesagt wurde, so folgt, dass sich an ihnen ein zwar nicht grosser, aber doch deutlich sichtbarer Einfluss der Belastung zeigte. In der Mehrzahl der Stämme entwickelte sich die Ober- und Unterseite etwas stärker, als die beiden Flanken. Wir dürfen daher schliessen, dass die monatelang dauernde starke Spannung auf den beiden Seiten als Reiz zur Bildung mechanischer Zellen gedient hat. Und da die Zunahme oben und unten annähernd gleich stark war, so muss die Wirkung der Zugspannung im wesentlichen gleich der der Druckspannung gewesen sein. Wir hätten hier demnach die Bildung der beiden Gurtungen eines I förmigen Trägers künstlich hervorgerufen, freilich nur in seinen Anfängen. Vielleicht gelingt es durch die Wahl geeigneterer Objekte, mehr zu erreichen.

Zwischen den Ergebnissen, die an den in vertikaler und horizontaler Stellung belasteten Stämmen des Wirsings und des Kohlrabi gewonnen wurden, scheint ein Widerspruch zu bestehen: an diesen trat eine Verstärkung der mechanischen Elemente ein, an jenen nicht. Hierbei ist folgendes zu erwägen. Ob die aufrechte Achse unter der Belastung ihre mechanischen Elemente gar nicht vermehrte oder ob diese einen schwachen Zuwachs erfuhren, wurde aus den früher angegebenen Gründen nicht bestimmt entschieden. Ein Widerspruch zwischen den beiden Beobachtungsreihen ist aber auch schon darum nicht vorhanden, weil man an den horizontal belasteten Achsen wahrscheinlich der Elastizitäts-Grenze dauernd näher war, als an den aufrecht stehenden.

Das über die Bildung der Träger Mitgeteilte eröffnet die Möglichkeit, ihre phylogenetische Entstehung durch direkte Bewirkung im Sinne *Nägelis* zu erklären.

Die Bildung mechanischer Zellen durch Korrelation.

Wie wir gesehen, lässt sich weder durch Druck noch durch vertikalen Zug erreichen, dass die hypertrophischen Stämme an Stelle der dünnwandigen Elemente im Holzteile der Bündel feste Holzzellen bilden. Was durch die genannten Mittel nicht herbeizuführen ist, das lässt sich auf anderem Wege unschwer bewirken. Es genügt, dem Scheitelende der hypertrophischen Achse durch Pfropfen ein normales Reis einzufügen.

Sobald dieses angewachsen ist und sich entwickelt, nimmt der Holzkörper der Unterlage wieder gewöhnliche Zusammensetzung an: er bildet wieder normale Holzzellen und Gefässe. Das Verfahren wurde beim Wirsing und bei Phyllocactus angewandt. Da sich bei diesem wegen der längeren Dauer, die man dem Versuche geben kann, die Erscheinungen am deutlichsten zeigen, so seien die an ihm gewonnenen Erfahrungen vorangestellt.

Nachdem sich die Hypertrophie der Sprosse, soweit sie äusserlich in der Anschwellung sichtbar ist, völlig ausgebildet hatte, wurden die Reiser in der Region des zentralen Holzkörpers von oben eingesetzt. Sie wuchsen leicht an und bildeten bald Seitenglieder. Die Versuche wurden im Mai 1901 eingeleitet und nach mehr als 5 Jahren, im Herbste 1906, beendigt. Es hatten sich in dem langen Zeitraume aus den Reisern stattliche Spross-Systeme entwickelt, die nun der Untersuchung geopfert wurden. Das grösste unter ihnen wog fast 100 g, genau 95 g. Sein Gewicht betrug nur den sechsten Teil des Bleigewichtes, das zur Belastung der Sprosse gedient hatte.

Bei der Untersuchung boten nunmehr die Bündel des Holzkörpers der Unterlage ein Bild, wie es Figur 1 auf Tafel XII halbschematisch wiedergibt. Bevor einst die Operation unternommen wurde, hatten die Stränge begonnen, Holz zu bilden (in der Figur durch radiale Striche angedeutet). Dann war die Aenderung eingetreten: statt der Libriform-Fasern waren dünnwandige Zellen und neben diesen die kleinen anomal gebauten Gefässe entstanden. Nachdem aber das Reis sich eingefügt und zu wachsen angefangen, hatte, wahrscheinlich von 1902 an, die Bildung der Holzzellen und der regelmässigen Gefässformen wieder eingesetzt; die normalen Verhältnisse waren also in der Hauptsache wieder hergestellt. Nur in einem Punkte wich der neu entstandene Teil des Holzkörpers von einem ungestört entwickelten ab: seine Markstrahlen hatten im Durchschnitt grössere Breite, als die normalen, die sehr schmal sind. Ob dieser Unterschied bei längerer Dauer des Versuches verschwindet, wurde bisher nicht festgestellt. Wohl zu beachten ist also, dass die einmal erzeugten dünnwandigen Elemente sich nachträglich nicht in feste Holzzellen verwandeln können, sondern dass diese, wenn überhaupt, dann neu entstehen müssen.

In einer zweiten Unterlage waren die Verhältnisse etwas verschieden von den eben geschilderten. Nach dem Beginn der Entwickelung des Reises war zunächst eine Lage fester Holzzellen und normaler Gefässe

entstanden. Dann hatte die Bildung der ersteren aufgehört und es war wieder eine Schicht dünnwandiger Elemente erzeugt worden. Hierauf folgte wieder eine Schicht von Holzfasern, darauf noch einmal dünnwandiges Gewebe und nun erst dauernd festes Holz. Bemerkenswert ist, dass die Gefässe an den letzten Veränderungen nicht beteiligt waren; sie hatten in den beiden Schichten zartwandiger Elemente ihre normale Gestalt und Grösse bewahrt.

Von zwei weiteren untersuchten Objekten verhielt sich das eine dem eben beschriebenen ähnlich, das andere dagegen wie das zuerst besprochene. Alle stimmten darin überein, dass sie am Schlusse des Versuches noch anomal breite Markstrahlen hatten.

Zu dem bei dem zweiten Versuchs-Objekt beobachteten Wechsel zwischen Holzzellen und dünnwandigen Elementen sei angeführt, dass ähnliche Verhältnisse auch nach der ersten Operation, nach der Unterdrückung der Sprossbildung, beobachtet werden. Es kann, wenn die Erzeugung der zartwandigen Zellen schon begonnen hat, noch einmal ein Band fester Holzzellen entstehen, und hiernach erst dauernd die Bildung jener Elemente erfolgen, doch scheint dies nur ausnahmsweise vorzukommen.

Die eben erörterten Versuche sind beweisend: sie lehren, dass ein dem Körper eingepflanztes Reis von geringem Gewicht in ihm einen Wachstumsvorgang auslöst, den eine ihm angehängte, vielleicht hundertmal so schwere Last nicht bewirkt haben würde.

Wie erwähnt, wurde der mit den Phyllocactus-Sprossen ausgeführte Versuch auch mit dem Wirsing angestellt. Nachdem infolge der Hemmung der Geschlechtstätigkeit die charakteristischen Erscheinungen der Hypertrophie an den Achsen aufgetreten waren, wurden Reiser von jungen, kürzlich aus Samen gezogenen Pflanzen hergestellt und den Scheiteln der Stämme aufgepfropft. Auch sie wuchsen bei geeigneter Pflege rasch an und erreichten allmählich beträchtlichen Umfang.

Bei Beginn des Winters nahm man die Untersuchung vor. Es zeigte sich, dass, wie in den Sprossen des Phyllocactus, unter dem Einflusse des Reises wieder feste Holzzellen entstanden waren. Auch hier hatten sich diese neu gebildet und waren daher durch eine in den verschiedenen Stämmen ungleich breite Lage dünnwandiger Elemente von den primär erzeugten getrennt. Ein Wechsel im Entstehen von zarten und festen Zellen wurde hier nicht wahrgenommen.

Nach den angeführten Versuchen beginnt also in den hypertro-

phischen Pflanzen die Bildung normaler mechanischer Zellen wieder, sobald der pathologische Zustand dadurch aufgehoben wird, dass man ihnen gesunde Reiser einpflanzt. Nach der Verwachsung tritt eine innere Wechselbeziehung, eine Korrelation, zwischen Reis und Unterlage ein, welche diese zur Erzeugung normaler Holzzellen veranlasst. Nicht das Gewicht des Reises, sofern man es mit einer der Pflanze fremden Last vergleicht, ist die Ursache des Vorganges, sondern jene Wechselbeziehung. Ist dies festgestellt, dann gelangt man auch zum Verständnis der Entstehung mechanischer Zellen in den Knollen, die in den Grundstock der Pflanze eingeschaltet wurden. Nicht die Last der auf ihnen ruhenden Verzweigungs-Systeme, bloss als Last betrachtet, rief die Bildung der Holzzellen hervor, sondern auch hier war das innere Wechselverhältnis zwischen dem Spross-System und der Knolle die Ursache des Prozesses. Unter den besonderen Bedingungen, die der Versuch mit sich brachte, verhielten sich die Sprosse am Scheitel der Knolle wie die Reiser, welche den hypertrophischen Objekten eingefügt waren.

Die Verstärkung mechanischer Zellen infolge erhöhten Eigengewichtes.

Die eben erörterte Bedeutung der korrelativen Verhältnisse für die Bildung der mechanischen Elemente führt uns, wie man alsbald sieht, zu einer neuen Fragestellung. Also eine dem Körper angehängte beliebige Last hat keinen oder nur geringen Einfluss auf den fraglichen Vorgang; gilt dasselbe auch von dem eigenen Gewichte? Wäre es nicht möglich, dass der Körper dieses als Reiz empfände und infolgedessen mechanische Zellen erzeugte? Der Gedanke mag zunächst befremdlich erscheinen. Wer sich aber die mancherlei meist rätselvollen inneren Wechselbeziehungen im Organismus vergegenwärtigt, wird seine Berechtigung anerkennen.

Die Frage wäre leicht zu entscheiden, wenn wir es in unserer Gewalt hätten, ein Organ über sein normales Mass hinaus beträchtlich wachsen zu lassen. Könnten wir bewirken, dass der Apfel seine doppelte oder dreifache Grösse erreichte, so wäre die Antwort gegeben. Da dieser direkte Versuch nicht ausführbar ist, so sind wir genötigt, andere Wege zur Lösung des Problems einzuschlagen. Bisher wurden zwei betreten. Auf dem einen verfuhr man in der Art, dass man das Eigengewicht eines Organs durch Einpfropfen eines zweiten erhöhte. Die hierbei gewonnenen Erfahrungen sollen erst später erörtert werden. Ueber den zweiten Versuch dagegen wollen wir schon hier einiges mit-

teilen. Er wurde erst im letzten Sommer angestellt und ist noch nicht so weit ausgedehnt worden, wie erwünscht gewesen wäre. Doch ist das Ergebnis so beschaffen, dass wir es hier schon besprechen, freilich mit dem Bemerken, dass wir uns die Fortsetzung der Untersuchung vorbehalten.

Der Versuch bestand in folgendem.

Zwar vermag der Experimentator nicht, ein Organ zu abnormer Grösse wachsen zu lassen, wohl aber ist er imstande, ein Organ ein Eigengewicht tragen zu lassen, mit dem es für gewöhnlich nicht belastet ist. Diese Möglichkeit gewährt in vortrefflicher Weise die Kürbispflanze. Sie erzeugt in wenigen Monaten an dünnen Stielen mächtige Früchte, deren Last dem Boden aufliegt. Es war nun die Aufgabe, solche Früchte sich frei in der Luft unter der Wirkung ihres Eigengewichtes entwickeln zu lassen. Zu dem Ende leitete man die jungen Achsen der Pflanzen[1]) über ein festes, aus Holzstäben erbautes Gestell von genügender Höhe und band die langgestielten Blätter, um ihnen selbst und damit dem ganzen System den nötigen Halt zu verleihen, einzeln an Stäbe. Da unter den angegebenen Bedingungen den Sprossen versagt war, ihre unter normalen Verhältnissen reichlich entstehenden Adventiv-Wurzeln auszubilden, so stellte man unter verschiedenen Knoten jeder Achse mit Erde gefüllte, grosse Töpfe auf, in welche die hier entstehenden Wurzeln hinabwachsen konnten. Die Pflanzen wurden, wie sich von selbst versteht, stets reichlich mit Wasser und von Zeit zu Zeit mit Nährlösung versorgt.

Als die Frucht einigen Umfang erreicht hatte, wurde sie an starken, 15 mm breiten, aus Hanffasern hergestellten Bändern aufgehängt. Im einen Falle geschah dies in der Art, dass zwei solche Bänder dicht vor und hinter dem Fruchtstiel um die Tragachse gelegt wurden, im andern so, dass man ein Band um das basale Ende des Fruchtstieles selbst leitete. Die Frucht hing also während ihrer ganzen Entwickelung, die mehr als drei Monate dauerte, frei in der Luft.

Am 18. September wurde der Versuch beendigt. Es ergab sich, dass die eine der zwei zum Versuche benutzten Früchte ein Gewicht von 2500 g, die andere ein solches von nicht ganz 2000 g erreicht hatte.

1) Ueber die zum Versuche verwandte Rasse vermögen wir leider keine genauen Angaben zu machen. Es war eine der verschiedenen im Tübinger Garten entstandenen Kreuzungen. Sie hat mittelgrosse längliche Früchte von gelber Farbe. Einzelne Runzeln auf der Oberfläche verraten, dass die Form C. verrucosa an der Kreuzung beteiligt war.

Bei der histologischen Untersuchung dienten zur Vergleichung zwei am Boden entwickelte Früchte, von denen die eine 2900 g, die andere 2200 g wog.

Damit wenden wir uns zur Betrachtung des Baues der beiden Fruchtstiele, des unbelasteten und des belasteten.

Die Anordnung der Stränge in den Stielen der männlichen und der weiblichen Blüte ist seit *Fischers*[1]) Untersuchungen bekannt. Für uns kommt nur die Struktur des weiblichen Organs in Betracht. Die Beschreibung und die Querschnittsfigur (Taf. VI, Fig. 10), die *Fischer* davon gegeben, stimmen in allen wesentlichen Punkten mit unseren eigenen Beobachtungen überein. Was an Verschiedenheiten vorhanden, wird auf Rasseneigentümlichkeiten zurückzuführen sein. Indem wir hinsichtlich der Einzelheiten auf die genannten Untersuchungen verweisen, führen wir hier in aller Kürze nur folgendes über den Bau des Stieles der ausgebildeten unbelasteten Frucht an, der sich vom Blütenstiel nur durch festeren Bau unterscheidet.

Am Querschnitte des Organs fallen zunächst fünf kräftig, aber ungleich entwickelte Rippen ins Auge. In jeder finden sich ein grösseres und mehrere kleine Bündel, jenes hat die gewöhnliche radiale Anordnung der Teile, diese sind mit ihren Gefässteilen dem grossen Strange zugewandt. Um das zentrale Mark liegt ein Ring von zahlreichen, meist durch Cambium verbundenen Bündeln. Die einen von diesen sind grösser, jedoch nicht ganz vom Umfange der starken in den Rippen, die andern kleiner. Alle grösseren Stränge sind bikollateral gebaut, die kleineren teilweise ebenfalls, teilweise konzentrisch. In den konzentrischen nimmt der Siebteil die Mitte, der Gefässteil den Umfang ein; wie an den Markbündeln des Kohlrabi finden sich die Gefässe bald nur an einer, bald an zwei Seiten, bald ringsum. Hier und da beobachtet man in der Mitte des Siebteiles eine kleine Gruppe von Hartbastzellen. Zwischen den bikollateralen und den konzentrischen Strängen gibt es mancherlei Uebergänge.

Das mechanische Gewebe ist reich und mannigfaltig gebaut. Es besteht erstens aus einem den Umfang einnehmenden Collenchym-Mantel, der in den Rippen vollständig, zwischen diesen durch Gruppen grüner Parenchym-Zellen unterbrochen ist (vgl. *Fischers* Figur), zweitens aus Hartbastsicheln oder -streifen, die über allen grösseren Bündeln liegen, und von dem Collenchym durch 4—8, von dem Phloem der Stränge durch

1) *Fischer, A.*, Untersuchungen über das Siebröhren-System der Cucurbitaceen. Berlin 1884. S. 77.

12 und mehr Lagen Parenchym getrennt sind; drittens aus einer dünnen Sichel von Hartbastzellen am Umfange des Phloems der Bündel; viertens aus Holzzellen im Gefässteile und endlich fünftens aus dickwandigen, bastartigen Elementen an der inneren Grenze des Weichbastes der grösseren Bündel. Hierzu kommt noch, dass das Parenchym der ganzen äusseren Rinden-Region verdickte Wände hat. Am kräftigsten gebaut sind die kleinen, unmittelbar an das Collenchym grenzenden äussersten Elemente; von da aus nach innen nimmt die Stärke der Wände bei wachsendem Umfange der Zellen bis zu der die Mitte einnehmenden Gruppe ab, die zartwandig ist oder an deren Stelle sich eine Höhle gebildet hat.

Um dem Leser ein Bild der Wandstärke zu geben, wurden mit dem Zeichen-Apparat drei Querschnittsfiguren so genau wie möglich hergestellt. Den Nachdruck legte man dabei ausschliesslich auf die Wanddicke; die Tüpfel wurden entweder ganz weggelassen oder nur angedeutet. Die in Figur 13 Tafel X dargestellten Zellen gehören dem grosszelligen Parenchym zwischen den starken Bündeln am Umfange, etwa auf der Höhe der Siebteile, an; Figur 17 gibt ein Element aus dem kleinzelligen Parenchym zwischen dem Collenchym und dem Baste der Rinde wieder, und Figur 14 zeigt eine kleine Gruppe von Zellen aus der Bastsichel eines grossen Bündels. Etwa von derselben Stärke sind die Elemente des Bastringes in der äusseren Rinde.

Ganz verschieden ist der belastete Stiel gebaut. Schon beim Durchschneiden fällt die ungewöhnliche Härte auf; man hat das Gefühl, als ob man Holz durchschnitte. Dem entspricht das Bild des Querschnittes; die sämtlichen mechanischen Elemente sind bedeutend verstärkt. Alle Bastzellen haben ihre Wände verdickt; ähnlich die Holzzellen, deren Zahl auch gewachsen ist. Um die konzentrischen Bündel sind feste Scheiden, teilweise aus echten Holzzellen bestehend, gebildet worden. Besonders auffallend ist der Unterschied im Grundgewebe; die Wandstärke aller Zellen hat zugenommen; fast sklerenchym-artig geworden sind die äusseren, ans Collenchym grenzenden, weniger mächtig die darauf folgenden. Wie im unbelasteten Stamme verringert sich die Wanddicke allmählich von aussen nach innen, doch haben hier auch noch die Zellen der Mitte kräftige Membranen.

Um die Verschiedenheit des belasteten Stammes vom unbelasteten vor Augen zu führen, wurden wieder die Elemente von drei Orten gezeichnet, die genau den auf dem Querschnitte des unbelasteten Stammes

gewählten entsprechen. Figur 12 auf Tafel X gehört zu Figur 13; Figur 16 zu Figur 17 und Figur 19 zu Figur 14.

Aus den angeführten Tatsachen ergibt sich folgender Schluss: Belastet man ein Organ mit einem ihm zugehörenden Teile des Körpers, den es unter gewöhnlichen Bedingungen nicht zu tragen hat, so tritt eine Verstärkung seiner mechanischen Elemente ein. Vorausgesetzt scheint dabei zu sein erstens, dass das Organ seine ganze Entwickelung im belasteten Zustande durchläuft; zweitens, dass die Last im Verhältnis zum tragenden Organ beträchtlich ist. — Sonach besteht eine Verschiedenheit zwischen einer Belastung durch fremdes Gewicht und einer gleich grossen Belastung durch Eigengewicht. Diese bewirkt im Organ die Bildung oder Verstärkung des mechanischen Gewebes, jene hat keinen oder nur geringen derartigen Einfluss und führt endlich zum Zerreissen oder Zerknicken des Organs. Auch hier handelt es sich wieder um korrelative Vorgänge.

Bildung mechanischer Zellen durch anomale Ernährung.

In allen bisher untersuchten Fällen entstanden die mechanischen Zellen im Zusammenhange mit einer Leistung für die Festigung des Körpers. Wir werden nunmehr zeigen, dass solche Elemente auch ohne irgend eine ersichtliche mechanische Aufgabe erzeugt oder verstärkt werden können.

a) In alten Kohlrabi-Knollen.

Es sei zunächst das am meisten charakteristische Beispiel besprochen. Eine Pflanze mit kräftiger Knolle hatte im zweiten Jahre als Versuchs-Objekt für die Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit gedient. Im Laufe des Herbstes war die Achse mit den Blattkissen-Tumoren langsam abgestorben, die Knolle aber lebendig geblieben und hatte alle oder doch den grössten Teil der Reserve-Stoffe in sich aufgenommen. Nachdem sie überwintert worden, brachte sie in der nächsten Vegetationsperiode an ihrer Oberfläche eine Anzahl kleiner knollenartiger Anschwellungen hervor, zeigte aber sonst keine Lebenserscheinungen. Im Herbste sollte sie beseitigt werden, wurde aber vorher noch auf die Beschaffenheit ihres Gewebes untersucht. Da gewahrte man nun eine überraschende Erscheinung. Beim Durchschneiden des Körpers bot der grosse zentrale Teil des Markes dem Messer einen ungewöhnlichen Widerstand. Dieser rührte, wie die Untersuchung zeigte, daher, dass fast das gesamte Parenchym seine Wände verdickt hatte. Wie im anatomischen Abschnitte an-

gegeben, wird im zweiten Jahre ein Teil des Markgewebes derbwandig. Aber abgesehen davon, dass diese Ausbildung nicht selten unterbleibt, erreicht sie, wenn vorhanden, nicht entfernt den hier beobachteten Grad. Besonders hervorzuheben ist noch, dass die im zweiten Frühjahr entstandenen Lücken im Gewebe der Hauptsache nach durch Sprossung und Teilung der angrenzenden Zellen wieder ausgefüllt waren, und dass alle so gebildeten Elemente ihre Wände verdickt hatten. Im ganzen war die Wandstärke an den Zellen dieses Markes bedeutender, als an den entsprechenden Elementen normaler Knollen, auch fanden sich hier und da wirkliche Steinzellen. — An der Umwandlung hatte nur das die Bündel umgebende Parenchym meist nicht teilgenommen; doch reichte das derbwandige Gewebe oft auch bis an die Stränge.

Zu diesem Verhalten des Parenchyms kam nun noch, dass in einzelnen Bündeln Gruppen von Holzzellen erzeugt worden waren, die durch ihre starken Wände sofort auffielen.

Die ganze beschriebene Ausbildung erstreckt sich, wie schon angedeutet, nur auf den grossen zentralen Teil des Markes; die in dieser Knolle ziemlich breite Randzone, das eigentliche Wassergewebe, war nicht daran beteiligt; hier war das Parenchym fast durchweg zartwandig. Elemente mit mässig verdickten Wänden wurden zwar beobachtet, aber nur sparsam und stets an Orten, an denen Störungen im Gewebe entstanden waren und sich daher Lücken gebildet hatten, die später von Zellen mit etwas verstärkten Membranen wieder ausgefüllt worden waren.

Ein Blick auf die beschriebenen Verhältnisse überzeugt alsbald davon, dass das ganze derbwandige Gewebe, Parenchym und Holzzellen, ohne Beziehung zu irgend einer mechanischen Funktion entstanden war. Schon die Tatsache, dass die normale Pflanze mit ihrem Blüten- und Fruchtstande eine viel grössere Last zu tragen hat, als die hypertrophische, weiter der Umstand, dass das zentrale Mark mit dem oberen Achsenteile fast in keiner Verbindung durch mechanische Zellen steht, schliessen jeden Zweifel aus. Offenbar hängt die Bildung unseres derbwandigen Gewebes mit der anomal gesteigerten Ernährung zusammen, die in der Knolle herrschte. Durch das gespeicherte Nährmaterial wurden die Zellen zum Wachstum gereizt, das nun, wie es scheint, in nichts anderem bestehen konnte, als in der Ausfüllung der Lücken im Gewebe und vor allem in der Verdickung der Wände.

Wollte man der Bildung der Sklerenchym-Zellen eine teleologische Seite abgewinnen, so könnte man sagen, die Knolle lagere die im Ueber-

mass vorhandenen und daher vielleicht schädlichen Kohlenhydrate in der Gestalt von Zellhäuten ab. Dies würde der Ansicht entsprechen, die *Strasburger*[1]) für die Sklerenchym-Zellen der Lärche, der Fichte und Edeltanne entwickelt hat.

Soviel über das erste Beispiel. Wir schliessen daran die Besprechung eines zweiten, in dem aber die Ausbildung der mechanischen Zellen beträchtlich geringer ist.

Verlieren Knollen auf natürlichem oder künstlichem Wege ihren primären Scheitel, so kommt es hier und da vor, dass sie im zweiten Jahre keinen Blütenstand und keine Laubtriebe erzeugen, auch wenn gesunde Achselknospen vorhanden sind. Ein solcher Körper steht nun, nachdem er im Herbste und Winter seine Blätter verloren, während der ganzen Vegetationsperiode frisch und grün da, ohne aber irgend ein Lebenszeichen durch Wachstum zu geben. Figur 4 auf Tafel XVII zeigt einen solchen Körper, der durch natürlich eingetretenes Platzen seines Scheitels beraubt worden war, am Schlusse des zweiten Herbstes.

In solchen Gebilden gehen aber innere Veränderungen vor sich. Man findet in ihrem inneren Marke Bündel-Komplexe von einer Grösse, die sie in einjährigen Knollen nur selten aufweisen. Ihre ganze Erscheinung deutet bestimmt darauf hin, dass sie sekundär gewachsen sind, was nur unter teilweiser Zerstörung des umgebenden Parenchyms möglich war, ein Vorgang, dessen Folgen man deutlich gewahrte. In einzelnen unter diesen grossen Strängen fanden sich nun Gruppen echter derbwandiger Holzzellen, wie in dem ersten Beispiele. Alles das, was über die Ursachen der dort erzeugten mechanischen Zellen gesagt wurde, ist auch auf diese Libriform-Fasern anzuwenden; auch sie stehen in keiner Beziehung zu einer mechanischen Leistung.

b) In hypertrophischen Kürbisranken.

Wie bekannt, hängt die Ausbildung der mechanischen Zellen oder des ganzen Holzkörpers in Ranken wesentlich davon ab, ob diese eine Stütze umfassen oder nicht. Die Berührung des festen Körpers wirkt als Reiz zur Herstellung mechanischer und anderer Elemente, die nicht erzeugt oder doch nur mangelhaft ausgebildet werden, wenn das Organ keine Stütze erreicht.

Als der früher besprochene Versuch *Sachs'* mit Kürbispflanzen wieder-

1) *Strasburger, E.*, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891. S. 77.

holt wurde, fand man, dass an den Sprossen, deren Wachstum durch Entfernen aller Achselknospen gehemmt worden war, die Ranken sich auch dann sehr kräftig entwickelten und dunkelgrün wurden, wenn sie keine Stütze erfasst hatten. Das Aussehen der Organe wurde in dem Sinne gedeutet, dass sich die parenchymatischen Gewebe und der Weichbast, den sonst gemachten Erfahrungen entsprechend, stärker als gewöhnlich ausgebildet hätten. Diese Annahme erwies sich als richtig, doch fand man, dass nicht nur die genannten Gewebe, sondern auch die mechanischen Elemente ungewöhnlich kräftig geworden waren.

Auf Grund dieser Beobachtung wurde im folgenden Jahre der Versuch mit aller Vorsicht von neuem angestellt, und darauf geachtet, dass eine Anzahl von Ranken mit keiner Stütze in Berührung kam. Das Ergebnis des Versuchs glich durchaus dem des vorhergehenden Jahres. Die Ranken entwickelten sich wieder abnorm stark in allen Teilen, im Hauptstiel und in den eng korkzieherartig gewundenen Rankenarmen. Wie die Untersuchung zeigte, waren die Gewebe in allen Teilen hypertrophisch gewachsen, die Elemente der Oberhaut, des Collenchyms und des Parenchyms hatten sich vergrössert. In diesem, sowohl dem inneren, wie dem äusseren, besonders in dem die Bündel umgebenden, war reichlich Reservematerial, hauptsächlich Stärke, abgelagert, eine Tatsache, die im normalen Organ nie in gleichem Masse beobachtet wurde. — Mehr aber als die genannten Elemente fielen die Bastbelege auf, die, wie bekannt [1]), im Rankenstiel geschlossene Ringe, in den dorsoventralen Armen dagegen auf der Unterseite und den beiden Flanken verlaufende annähernd halbmondförmig gestaltete Züge bilden. Ihre Zellen hatten erstens die Wände verstärkt, zweitens ihr Volum vergrössert, so dass der radiale Durchmesser des Belegs nicht unbeträchtlich gewachsen war. Der Unterschied zwischen diesem und dem von einem normalen Organ erzeugten, das keine Stütze erreicht hatte, war höchst auffallend.

Die Ursache der Verstärkung dieser mechanischen Belege beruhte, wie in den zuerst beschriebenen Beispielen, lediglich auf übernormaler Ernährung: diese bewirkte das Wachstum ihrer Zellen, obwohl das Organ zu keiner Zeit mechanische Leistungen erfüllte.

Zusammenfassung.

Wir stellen nunmehr unsere sämtlichen über das Belastungs-Problem gesammelten Erfahrungen, sowohl die in dieser Arbeit niederge-

1) S. *Fischer, A.*, a. a. O. S. 71, Taf. VI, Fig. 6 und 7.

gelegten, als die in früheren Untersuchungen gewonnenen, kurz zusammen.

Lässt man auf ein wachstumsfähiges Organ in vertikaler Richtung eine Last, sei es als Druck oder als Zug, einwirken, so wird dadurch die Summe der mechanischen Elemente nicht oder doch nicht merkbar vergrössert, und es erfahren die vorhandenen mechanischen Zellen keine in Betracht kommende Verstärkung, auch dann nicht, wenn die Last das Vielfache des Eigengewichts beträgt, das das Organ je zu tragen hat. Dies gilt sowohl für grüne als für etiolierte Sprosse, für gewöhnliche Stengel wie für Knollen. Hinsichtlich der ersteren stimmen also unsere, teilweise schon 1902 veröffentlichten Untersuchungen mit denen *Wiedersheims*, *Balls* u. A., überein.

Ebenso wenig ist man imstande, durch solche Belastung in den hypertrophischen Pflanzen die von ihnen entweder gänzlich eingestellte oder bedeutend verminderte Bildung von Holzzellen wieder einzuleiten, jedenfalls nicht in deutlich sichtbarer Weise.

Wohl aber gelang es, an horizontal gestellten hypertrophischen Achsen durch starke Belastung eine schwache Zunahme der mechanischen Gewebe auf der Ober- und Unterseite des Stammes hervorzurufen, also die beiden Gurtungen eines I förmigen Trägers als Anfänge herzustellen.

Das aber, was durch künstliche Belastung in den hypertrophischen Achsen nicht oder nur in bedingter Weise zu erreichen ist, die Rückkehr zu normalen Verhältnissen, vor allem die Wiedererzeugung fester Holzzellen, ist auf andere Art unschwer herbeizuführen. Es genügt, dem Scheitel des Organs durch Pfropfen ein Reis einzufügen. Sobald sich dieses mit der Unterlage verbunden und seine Entwickelung begonnen hat, kehren die normalen histologischen Verhältnisse wieder: es entstehen wieder Gefässe und feste Holzzellen von gewöhnlicher Form. Nicht die Last als solche also bewirkt die Bildung der mechanischen Elemente, sondern es sind innere Wechselbeziehungen, sogenannte Korrelationen, die hier ursächlich eingreifen. Diese Tatsache nun lehrt uns verstehen, warum die Knollen der Oxalis und der Kartoffel die von ihnen unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht erzeugten Holzzellen hervorbringen, wenn man sie in den Grundstock der Pflanze einschaltet; dass die Knolle der Dahlia unter denselben Bedingungen auch in ihrem mittleren fleischigen Teile Libriform-Fasern bildet. In allen diesen Fällen entstehen die mechanischen Zellen auf korrelativem Wege. Die Organe mit ihren Sprossen am Scheitel verhalten sich ähnlich, wie hypertrophische Unterlagen, denen man Reiser eingepflanzt hat.

Nachdem die Bedeutung der korrelativen Verhältnisse festgestellt worden, wenden wir uns noch einmal zu der Belastung. Eine solche wirkt, wie wir sahen, nicht oder nur schwach, wenn sie in einem dem Körper fremden Gewichte besteht; sie kann aber wesentlichen Einfluss auf die Ausbildung der mechanischen Zellen ausüben, wenn sie einen Teil des Körpers selbst bildet, wenn sie als Eigengewicht auftritt. Dies lehren unsere Versuche mit der Kürbisfrucht, die als frei hängende Last eine beträchtliche Verstärkung der mechanischen Elemente im Stiele verursacht, dem Organ, das unter normalen Bedingungen die Frucht nicht zu tragen hat.

In diesem Beispiele zeigt sich also der Einfluss der Belastung, sobald sie als Eigengewicht in die Verkettung der korrelativen Vorgänge eingreift. Hätte der hier gewonnene Schluss weitere Geltung, dann liesse sich das Entstehen der mechanischen Gewebe in den Knollen der Oxalis, der Kartoffel und der Dahlia, sowie in den hypertrophischen Unterlagen des Wirsings und des Phyllocactus nach Einfügung der Reiser auf den Druck zurückführen, den die sich entwickelnden scheitelständigen Triebe oder Reiser auf die sie tragenden unteren Teile ausüben, einen Druck, der nun korrelativ wirkte, d. h. gänzlich verschieden von dem, welchen er als fremde, den Objekten angehängte oder aufgesetzte Last verursacht. Das Eigengewicht äusserte dann einen funktionellen Reiz in dem angegebenen besonderen Sinne auf die Organe und veranlasste sie so zur Erzeugung mechanischer Zellen.

Von hier eröffnet sich weiter vielleicht ein Weg, die Proportionalität zwischen dem Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume und seinen mechanischen Leistungen als eine Folge des Eigengewichtes innerhalb der korrelativen Wechselbeziehungen im Organismus zu verstehen.

Zur Entscheidung dieser Fragen aber bedarf es noch weiterer Untersuchungen.

Endlich haben wir noch des besonderen Falles zu gedenken, in dem mechanische Zellen ohne Beziehung zu einer mechanischen Leistung entstehen. In alten Kohlrabiknollen können unter bestimmten Bedingungen fast die sämtlichen Parenchym-Zellen des inneren Markes derbwandig, teilweise sklerenchymatisch werden, weiter in den darin verlaufenden Bündeln Holzfasern in beträchtlicher Zahl auftreten, ohne dass diese Zellenformen irgend eine mechanische Leistung für die Körper erfüllen. Sie bilden sich wahrscheinlich infolge reichlicher Ernährung, also auf Grund nutritiver Reizung. Der Vorgang ist nicht pathologisch

(im engern Sinne), da die Zellen in der Gestalt, in der Tüpfelbildung u. s. w. von normalen, derbwandigen Formen nicht abweichen.

In ähnlicher Weise werden in den Ranken der hypertrophischen Kürbispflanzen die Bastringe oder -sicheln erheblich verstärkt, auch wenn sie nie mit einer Stütze in Berührung kommen.

Bis hierher handelte es sich um die Erzeugung mechanischer Zellen. Wie wir in einer früheren Arbeit zeigten, kann man aber auch vorhandene mechanische Elemente verschwinden lassen. Führt man die Verwandlung des basalen Endes eines mit kräftigem Bastring versehenen Laubsprosses der Boussingaultia baselloides in eine Knolle herbei, so wird der mechanische Ring gesprengt; seine Teile bräunen sich, werden nach der Peripherie verlagert und sind zuletzt kaum noch sichtbar. Sie verloren ihre Funktion, da das Knollen-Parenchym seine eigene Festigkeit besitzt, und schwinden daher wie eine Drüse im tierischen Körper, die ausser Tätigkeit gesetzt wurde.

Damit verwandt ist das Verhalten der durch Umwandlung eines Blattstieles entstehenden Knöllchen der Oxalis crassicaulis. Der normale Stiel bildet an der äusseren Grenze seiner Leitbündel eine Schicht von Collenchym-Zellen; diese fehlen im metamorphen Gebilde, der Knolle, obwohl sie als Anlagen zweifellos vorhanden sind. Hier unterbleibt also die Ausbildung eines Gewebes, das, wenn es entwickelt würde, keine Leistung zu erfüllen hätte.

Diese Dinge sind wichtig für das Verständnis der inneren Vorgänge. Ein Gewebe wird ausgeschaltet, wenn es seine Funktion verloren hat, und es wird nicht erzeugt, wenn es keine Leistung auszuüben hat. Damit kommen wir auf die Erwägungen zurück, die wir in der Einleitung anstellten. Wäre es gestattet, von den hier gewonnenen Erfahrungen aus Schlüsse auf das Verhalten des Scheitels zu ziehen, so hätten wir ihn aufzufassen als eine Summe verschiedener, vielleicht sehr verschiedener Gewebeanlagen, von denen immer nur diejenigen zur Ausbildung kämen, die den Leistungen der zu erzeugenden Organe entsprächen, während alle übrigen in Ruhe blieben. — So betrachtet wäre der Vegetationspunkt ein Gebilde mit einer besonderen Regulations-Vorrichtung, die im ganzen stets das Entstehen des Zweckmässigen bewirkte; die primäre Differenzierung der Gewebe wäre von einem oecologischen Prinzip beherrscht, das wahrscheinlich mit dem allgemeinen Prinzip des kleinsten Kraftaufwandes zusammenhinge, vielleicht nur eine besondere Seite desselben bildete.

Für diese Auffassung scheint das Verhalten der Scheitel im allgemeinen zu sprechen. Genaue, auf den Punkt gerichtete Beobachtung wird zu zeigen haben, ob das in der Einleitung besprochene Verhalten der Rhipsalis micrantha ein seltenes Vorkommen ist, oder ob sich ihm andere anreihen.

Für die experimentelle Arbeit ergeben sich aus den zuletzt genannten Tatsachen wichtige Folgerungen. Sobald wir imstande sind, die Metamorphose eines Organes in bestimmter Richtung direkt zu bewirken, vermögen wir damit seine Gewebebildung in dem Sinne zu lenken, der den physiologischen Aufgaben des neuen Gebildes entspricht. Wir können also Zellenformen entstehen und verschwinden lassen, sobald wir die Metamorphose des Organs in unserer Gewalt haben.

Erklärung der Figuren.

Tafel I.

Kohlrabi. Normale Pflanze.

Figur 1. Kurze Zellenreihe aus dem Marke der zweijährigen Knolle, von einer der Zellen gebildet, die die Höhlenwände auskleiden. Nur das mittlere Element hat seine Wand verdickt; Tüpfel sind auch nach den freien Seiten gebildet; die untere Zelle mit Auswuchs. Auf der Aussenseite der Wände sind feine Pectin-Stäbchen erzeugt. (1 : 140.)

Figur 2. Zellengruppe aus dem Marke des Achsenteiles über der Knolle, aus einer Mutterzelle hervorgegangen. Die Mehrzahl der Wände ist verdickt, zwei sind zart geblieben; jene haben spaltenförmige Tüpfel oder leiterförmige Wandverdickung. (1 : 140.)

Figur 3. Endzelle eines Fadens, wie des in Figur 1 dargestellten. Ihre Wand ist verdickt und ringsum mit Tüpfeln versehen; die nächste Zelle mit unverdickter Membran. Auf der Aussenseite der Wand Pectin-Stäbchen. (1 : 300.)

Figur 4. Eine dick- und eine zartwandige Zelle aus der äussern Mark-Region des Achsenteiles über der Knolle, im zweiten Sommer untersucht. (1 : 140.)

Figur 5 und 6. Derbwandige Zellen mit unregelmässigen Auswüchsen, dem Marke der zweijährigen Knolle angehörend. (1 : 140.)

Figur 7. Kork, k, Phellogen und Phelloderm, p, dem Umfange der Achse entnommen; das Phelloderm teils derb-, teils zartwandig. (1 : 170.)

Figur 8. Pectin-Bildungen an der Oberfläche der Markzellen, dazu die Flächenansicht in Figur 16. (1 : 420.)

Figur 9. Wie Figur 5 und 6; Wand der Zelle mit spaltenförmigen Tüpfeln. (1 : 140.)

Figur 10. Zellengruppe der inneren primären Rinde des Achsenteiles unter der Knolle, mit netz- oder leistenförmiger Wandverdickung; hier und da vorkommende Formen. (1 : 140).

Figur 11. Gestreckte Parenchym-Zelle aus dem Marke der alten Knolle; ähnlich den in Figur 5, 6 und 9 dargestellten. (1 : 140).

Figur 12. Markzelle aus der Nähe der in Figur 2 abgebildeten Gruppe; in ihren Innenraum ist der Ast einer Nachbarzelle gewachsen. (1 : 140.)

Figur 13. Kurzes Gefäss eines Markbündels. Hierzu Figur 20 und 27. (1 : 140.)

Figur 14. Collenchymatisch verdickte Zellen der inneren Rinde der Knolle. (1 : 300.)

Figur 15. Kork, k, Phellogen und Phelloderm, p, aus dem Marke des Stammteiles über der Knolle, das Phelloderm hier gleichmässig derbwandig mit zahlreichen kreisförmig oder elliptisch gestalteten Tüpfeln. (1 : 170.)

Figur 16. Pectin-Bildungen an Markzellen von der Fläche gesehen. Hiezu die Querschnittsansicht Figur 8. (1 : 420.)

Figur 17. Markzelle mit Auswüchsen; wie Figur 5, 6, 9 und 11. (1 : 140.)

Figur 18. Pectin-Bildung, von einer collenchymatisch verdickten Zelle der Knollenrinde nach einer Intercellularen hin erzeugt. (1 : 300.)

Figur 19. Wie Figur 14; collenchymatisch verdickte Zellen, der inneren Rinde entnommen, in der das dünnwandige Parenchym in die Region mit collenchymatisch verdickten Wänden übergeht. Durch den Intercellular-Raum zieht sich eine feine Wand hin, der Rest der einst vorhandenen Wand-Verbindung zwischen den beiden gegenüber liegenden Zellen. (1 : 300.)

Figur 20. Gefäss aus einem Markbündel der Knolle. (1 : 140.)

Figur 21. Derbwandige Zellen der inneren Rinde, dem Achsenteile über der Knolle entnommen. Solche Elemente liegen einzeln oder in kleinen Gruppen sparsam verteilt. Meist sind sie einfach gestaltet, wie in Figur 26; doch kommen auch solche mit Auswüchsen vor, wie in Figur 21. (1 : 140.)

Figur 22. Wie Figur 19. In dem Intercellular-Raum sind zwei Wände sichtbar, eine stärkere und eine zarte gebogene. (1 : 300.)

Figur 23. Sesselförmig gestalteter Pectin-Körper. (1 : 300.)

Figur 24. Pectin-Körper, von einer Wand zur andern reichend und an beiden Seiten breit angesetzt. (1 : 420.)

Figur 25. Konjugations - Fortsatz einer derbwandigen Zelle, blind endigend. (1 : 420.)

Figur 26. Wie Figur 21. (1 : 140.)

Figur 27. Wie Figur 13 und 20. (1 : 140.)

Figur 28. Wie Figur 19 und 22. Hier ist die Wand im Intercellular-Raum in zwei Teile getrennt. (1 : 420.)

Figur 29 und 30. Pectin-Körper von länglicher Gestalt. (1 : 300.)

Figur 31. Ein rundlicher und ein langer Pectin-Körper, der durch den ganzen Intercellular-Raum gewachsen ist. (1 : 420.)

Figur 32. Pectin-Körper von gewöhnlicher Gestalt. (1 : 300.)

Figur 33. Pectin-Körper zwischen zwei Zellen, wie eine Wand aussehend. Vgl. Figur 27 auf Tafel II. (1 : 420.)

Figur 34. Wandbrücke zwischen zwei Collenchym-Zellen mit Tüpfelfeldern, in der Flächenansicht. (1 : 300.)

Figur 35. Wandstück aus einer ähnlichen Zelle, wie der in Figur 38 dargestellten, mit einem langen blind endigenden Konjugations-Fortsatz. (1 : 420.)

Figur 36. Bündelnetz im Marke einer kleinen Seitenknolle, nach einer medianen, mit Kalilösung macerierten, Gewebeplatte bei 1,3facher Vergrösserung dargestellt. Das basale und umfängliche Wassergewebe ist hier sehr stark entwickelt.

Figur 37. Wandstück einer dickwandigen Zelle, ähnlich dem in Figur 35 abgebildeten, mit zwei langen geteilten Konjugations-Fortsätzen. (1 : 420.)

Figur 38. Eigentümlich gestaltete Sklerenchym-Zelle, aus einer Collenchym-Zelle hervorgegangen. Sie hat eine Reihe von Konjugations-Fortsätzen gebildet, die z. T. verästelt sind und z. T. blind endigen. (1 : 300.)

Figur 39. Wände eigentümlich gestalteter Collenchym - Zellen in der Mitte der Rinde einer zweijährigen Knolle, die aus Collenchym entstandenen Bastzellengruppen umgebend. Die fast zickzackförmig hin und her gebogene sehr zarte Wand ist mit ungleich grossen und verschieden gestalteten Verdickungen und Auswüchsen besetzt. (1 : 420.)

Figur 40. Wandstück einer Sklerenchym-Zelle mit geteiltem Konjulations-Fortsatz. (1 : 420.)

Figur 41. Wandstück zwischen zwei Zellen mit collenchymatisch verdickten Wänden, wie ausgezogen erscheinend. (1 : 300.)

Figur 42. Collenchym-Wand, ähnlich der in Figur 39 dargestellten, doch etwas

stärker und weniger gebogen, als jene; die örtlichen Verdickungen ähnlich wie dort. (1 : 420.)

Figur 43. Ende eines bastartigen Elementes, aus einer Collenchym-Zelle hervorgegangen, in einem Bündel der Mitte der primären Rinde gelegen. In der ungleichen Wanddicke hat sich die Collenchym-Natur noch erhalten. Auch an diesen Zellen zeigt sich die Neigung zur Bildung eigentümlicher Auswüchse. (1 : 300.) Hierzu Figur 8 auf Tafel II.

Die Zeichnungen zu den Figuren 5, 6, 9, 11, 13, 17, 20, 21, 26, 27, 35. 37, 38 und 40 wurden nach maceriertem Material ausgeführt.

Tafel II.

Kohlrabi. Normale Pflanze.

Figur 1. Collenchym-Wände ähnlich den in den Figuren 39 und 42 auf Tafel I wiedergegebenen. (1 : 420.)

Figur 2. Zwei Zellen mit ungleich verdickten collenchymatischen Wänden. Die Elemente erscheinen wie ausgezogen und die Wände dabei verdünnt zu sein. (1 : 300.)

Figur 3. Mit Tüpfeln besetzte Wand zwischen zwei Collenchym-Zellen; der Umriss des Verbindungsstückes sehr unregelmässig. Die Kreise und Ellipsen Tüpfelfelder; zwischen den beiden Reihen derselben ein schmaler Intercellular-Raum. (1 : 420.)

Figur 4. Aus einer Collenchym-Zelle hervorgegangenes Element aus der Bast-Region eines normalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 5. Ende einer Bastzelle von demselben Orte mit verhältnismässig reicher Tüpfelung. Die Zelle war mehr als doppelt so lang als das abgebildete Stück. (1 : 140.)

Figur 6. Eine Sklerenchym-Zelle, die aus einer Collenchym-Zelle hervorgegangen, und dabei mit langen schmalen Fortsätzen zwischen die angrenzenden Collenchym-Zellen gewachsen ist. Solche Elemente findet man am Umfange eines Bastbündels in der Mitte der primären Rinde der Knolle. (1 : 140.)

Figur 7. Kleine Wand zwischen zwei ausgezogenen Collenchym-Zellen, von der Fläche gesehen, in der Mitte zwei Tüpfel. (1 : 420.)

Figur 8. Ende einer aus einer Collenchym-Zelle entstandenen Bastzelle, ähnlich dem in Figur 43 Tafel I abgebildeten und von demselben Orte. Auf der linken Seite schliessen sich zwei zarte Wandstücke von Collenchym-Zellen an. (1 : 300.)

Figur 9, 10, 11 und 12. Zellen aus der äusseren Rinde und dem Phelloderm der alten Knolle und des unteren Stammstückes. Alle zeigen die Neigung zur Bildung von Fortsätzen, Auswüchsen u. dgl. Die in Figur 10 abgebildete Zelle hat nach oben drei Aeste, nach unten einen langen schmalen Fortsatz erzeugt; Figur 12 zeigt den Anfang einer gekröseartigen Bildung. Solche Formen finden sich vereinzelt unter der überwiegenden Mehrzahl normaler Gestalten. (1 : 140.)

Figur 13. Derbwandige Zelle aus der Markscheide über dem Blattkissen. (1 : 140.)

Figur 14. Kurze Bastzelle aus der Rinde, aus einer Collenchym-Zelle hervorgegangen. (1 : 140.)

Figur 15. Geteilte Bastzelle aus dem Blattkissen. (1 : 140.)

Figur 16. Bastzelle aus dem Blattkissen; dem Umfange des Bündels entnommen, auf der einen Seite an Parenchym-Zellen grenzend, mit reicher Tüpfelung. Die inneren Bastfasern sind beträchtlich länger, mindestens doppelt so lang als diese. (1 : 140.)

Figur 17. Drei, aus Collenchym hervorgegangene, Sklerenchym-Zellen mit feinen Fortsätzen, der primären Rinde der Knolle entnommen. (1 : 170.)

Figur 18. Holzzelle, dem normalen Holzkörper der Knolle auf deren mittlerer Höhe

entnommen; dazu Figur 22. Auch diese Elemente offenbaren die Neigung zur Bildung gebogener Fortsätze. (1 : 140.)

Figur 19. Blattkissen mit dem Bündelkörper eines starken Achselsprosses. Die mediane Stranggruppe des Blattes und die auf den beiden Seiten liegenden kleinen Bündel des Achselsprosses ordnen sich eben in den allgemeinen Ring ein. Rechts und links je zwei Bündelgruppen der Blattspur, die erst in tieferer Region in den Holzkörper eintreten. (1 : 55.)

Figur 20. Bastartige Zelle, dem Stammteile über der Knolle entnommen, und zwar von einem Orte, an dem der Bündelkörper eines grossen Achselsprosses in den allgemeinen Holzring eintrat. Dazu die Figuren 32 u. 35. (1 : 140.)

Figur 21. Zu den Figuren 9—12 gehörend. (1 : 140.)

Figur 22. Wie Figur 18. (1 : 140.)

Figur 23. Basis eines Blattstieles in der Region des Blütenstandes. (1 : 9.)

Figur 24. Zu den Figuren 9—12 gehörend.

Figur 25. Element aus dem Holzteil der mittleren Region einer alten Knolle, Tracheide oder parenchymatische Zelle. (1 : 140.)

Figur 26. Von demselben Orte, wie vorige; parenchymatische Zelle aus dem Markstrahl. Dazu Figur 22 auf Tafel III. (1 : 140.)

Figur 27. Kurze Verbindungswand zwischen zwei collenchymatischen Zellen der Rinde; zu den Figuren 14, 19, 22 und 28 auf Tafel I gehörend. (1 : 300.)

Figur 28. Gewöhnliche Holzzelle aus dem unteren Stammteile. Hierzu Figur 7, Tafel III. (1 : 140.)

Figur 29. Bastartige, aus Collenchym hervorgegangene Sklerenchym-Zelle vom Umfange eines Bastbündels der primären Rinde der Knolle, mit horizontal gerichteten Fortsätzen. (1 : 140.)

Figur 30. Basis eines Blattstieles des oberen Stammteiles aus der Region unterhalb des Blütenstandes. (1 : 8,3.)

Figur 31. Zelle mit schwach verdickter Wand, verschiedene Auswüchse zeigend; aus der äusseren Rinde, von demselben Orte, wie die in Figur 9—12 abgebildeten Elemente. Dazu Figur 37. Beide Formen lehren, dass auch die nicht dickwandigen Zellen sich oft abweichend gestalten. (1 : 140.)

Figur 32. Wie Figur 20. (1 : 140.)

Figur 33. Querschnitt eines Blattkissens aus dem oberen Stammteile. Mitten der mediane Strangkörper, aus sechs vollständigen Bündeln und einem nach innen gewandten bestehend, das des Gefässteiles entbehrt. Auf der rechten und linken Seite je zwei Bündelkörper. Der allgemeine Bündelring beginnt sich zu öffnen, um die mediane Gruppe aufzunehmen; in und über der Oeffnung zwei konzentrische Stränge. (1 : 10.)

Figur 34. Ungewöhnliche Holzzelle oder Tracheide, mit eigentümlichen Fortsätzen, aus dem mittleren Teile der Knolle. Hierzu Figur 25 auf Tafel III. (1 : 140.)

Figur 35. Wie Figur 20 und 32. (1 : 140.)

Figur 36. Parenchym-Zelle mit eigentümlicher Gestalt, vom Umfange eines Bündels, demselben Orte entnommen, dem die in Figur 20, 32 und 35 gezeichneten Elemente entstammen. Dazu Figur 1 auf Tafel III. (1 : 140.)

Figur 37. Wie Figur 31. (1 : 140.)

Figur 38. Sklerenchym-Zelle mit Auswüchsen, aus der primären Rinde eines alten untern Stammteiles. (1 : 170.)

Figur 39. Derbwandige Zelle aus einer Gruppe solcher Elemente, die zuerst am Grunde der Mitte des Wassergewebes der Knolle auftreten. Die meisten dieser Zellen sind isodiametrisch gestaltet; vereinzelt kommen aber auch Formen vor, wie die gezeichnete. (1 : 140.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 4, 5, 9—18, 20—22, 24—26, 28, 29, 31, 32, 34—39 nach maceriertem Material.

Tafel III.

Kohlrabi.

Figur 1. Wie Figur 36 auf Tafel II. (1 : 140.)

Figur 2. Dazu die Figuren 12, 14, 17 und 19. Mehr oder weniger derbwandige sklerenchymatische Zellen aus der regenerierten äusseren Rinde einer alten Wundfläche; alle sind aus sekundär entstandenen Collenchym- oder Parenchym-Zellen hervorgegangen. Die Gestalten sehr eigentümlich, ihre Fortsätze teilweise dünnwandig. (1 : 140.)

Figur 3. Kleiner Bündelkörper in der Rinde. Hier wie in den dazu gehörenden Körpern, Figur 4, 8, 9, 10, 11 und 20 ist stets die in den Zeichnungen nach oben gewandte Seite der Mitte des Stammes zugekehrt. In allen bedeuten die dunkel getönten Linien am Umfang Hartbast; die matt getönten Partien den Weichbast, die Linien innerhalb desselben Cambium, die kleinen Kreise die Gefässe und die mit feinen Längslinien versehenen Teile Holzzellen. — Der Körper ist asymmetrisch gebaut, die Innenseite nur mit einem kleinen Gefässteile versehen. Die Holzmasse hat hufeisenförmige Gestalt. (1 : 40.)

Figur 4. Der Körper hat mehr regelmässigen Bau. Die Holzmasse aber ist auffallend geformt; sie bildet eine fast geschlossene Ellipse, die von einem Bande durchzogen ist. (1 : 40.)

Figur 5. Holzzellenartige Tracheide aus einem kompensatorisch sekundär in die Dicke gewachsenen Markbündel. (1 : 170.)

Figur 6. Wie Figur 38 auf Tafel II. (1 : 170.)

Figur 7. Wie Figur 28 auf Tafel II. (1 : 170.)

Figur 8. Bündelkörper mit sechs Strängen, der nach innen gerichtete ohne Gefässteil, an seiner Stelle die Holzzellengruppe. (1 : 40.)

Figur 9. Bündelkörper ähnlich dem in Figur 3 wiedergegebenen, mit 2 Holzzellengruppen. (1 : 40.)

Figur 10. Fast radiär gebauter Bündelkörper mit sehr entwickelter Holzmasse. (1 : 40.)

Figur 11. Bündelkörper ähnlich dem in Figur 8 dargestellten, aber ohne die Holzmasse. (1 : 70.)

Figur 12. Wie Figur 2. (1 : 140.)

Figur 13. Derbwandige parenchymatische Zelle mit spitzen Fortsätzen, aus der regenerierten Rinde des Wundgewebes der Knolle. (1 : 170.)

Figur 14. Wie Figur 2 und 12. (1 : 140.)

Figur 15. Ersatzfaser mit offenen und geschlossenen Konjugations-Fortsätzen, einem kompensatorisch sekundär entwickelten Markbündel entnommen. (1 : 300.)

Figur 16. Holzzelle aus demselben Bündel. (1 : 140.)

Figur 17. Zu Figur 2, 12, 14. Längere Zelle mit eigentümlichem fussartigem Ende. (1 : 140.)

Figur 18. Markbündelnetz einer noch jungen Knolle. Das Bild wurde in der Weise gewonnen, dass man eine etwa 1,5 mm dicke mediane Gewebeplatte in Kalilösung erhitzte, und nun das Bündelnetz mit Hilfe einer Pause zeichnete. Die Bündel unter dem Scheitel nur angedeutet. Das Netz reicht hier bis tief in den sich verjüngenden Teil der Knolle hinab. (Nat. Grösse.)

Figur 19. Zu Figur 2, 12, 14. (1 : 140.)

Figur 20. Ein Bündelkörper aus dem Blattkissen, mit sechs vollständigen Bündeln, die nach aussen und seitwärts gewandt sind, und einem der Innenseite zugekehrten Weichbastbündel, das hier auffallend tief ins Innere gelagert ist. (1 : 40.)

Figur 21. Derbwandige parenchymatische Zelle vom Umfange eines kompensatorisch

in die Dicke gewachsenen Markbündels. Von solchen Formen bis zu echten Tracheiden gibt es eine stetige Reihe von Uebergängen. (1 : 140.)

Figur 22. Zu Figur 26 auf Tafel II. (1 : 140.)

Figur 23. Aus Collenchym hervorgegangene Sklerenchym-Zelle der regenerierten Rinde einer Wundfläche. Hierzu die Figur 27 und Figur 4 und 20 auf Tafel IV. Figur 23 und 27 verraten noch den parenchymatischen Ausgang der Zellen; Figur 4 und 20 Tafel IV stellen unregelmässig bastartig gewordene Elemente dar. Aehnliche Formen von verschiedenster Gestalt werden in beträchtlicher Zahl erzeugt. Vgl. die Bastzellen. (1 : 140).

Figur 24. Auffallend gestaltete Bastzelle aus der regenerierten Rinde eines Wundgewebekörpers, aus Collenchym entstanden. Hierzu die Figuren 26, 28, 29. Die Figuren 26 und 28 gehören Elementen an, die den Ursprung aus kurzen Zellen erkennen lassen. (1 : 170.)

Figur 25. Wie Figur 34 auf Tafel II. (1 : 140.)

Figur 26. Zu Figur 24. (1 : 170.)

Figur 27. Zu Figur 23. (1 : 140.)

Figur 28 und 29. Zu Figur 24 und 26. (1 : 170.)

Figur 30. Markbündelnetz der ihrer obern Hälfte beraubten, vollständig regenerierten Knolle (vgl. Fig. 15 Taf. XVI). Die Zeichnung wurde gewonnen in der bei Figur 18 angegebenen Weise. Das Netz ist, besonders im äusseren Teile, lockerer, als in der normalen Knolle; das bündelfreie Wassergewebe stark entwickelt. Unter der Oberfläche des regenerierten Teiles, ihr parallel laufend, die vielfach unterbrochene Cambium-Linie. Nat. Grösse.

Figur 31. Wandstück eines Elementes wie das in Figur 33 abgebildete mit zwei geschlossenen Konjulations-Fortsätzen. (1 : 420.)

Figur 32. Tracheidenartige Zelle aus einem kompensatorisch sekundär in die Dicke gewachsenen Markbündel, zu Figur 5, 15, 16 und 21. (1 : 140.)

Figur 33. Derbwandige Zelle aus der regenerierten Rinde eines grossen Wundgewebekörpers, aus Collenchym hervorgegangen, mit Konjulations-Fortsatz. (1 : 300.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 1, 2, 5—7, 12—17, 19, 21—29, 31—33 nach maceriertem Material.

Tafel IV.

Kohlrabi.

Figur 1. Element aus einem Bastbündel der regenerierten Rinde eines grossen Wundgewebekörpers. Dazu gehören die in den Figuren 2, 6, 7, 8 und 9 und die in den Figuren 24, 26, 28, 29 und vielleicht auch 13, Tafel III gezeichneten Zellen. Alle sind aus Collenchym hervorgegangen. (1 : 170).

Figur 2. Bastzelle, an der noch der parenchymatische Ursprung zu gewahren ist. (1 : 170.)

Figur 3. Holzzelle aus einem kompensatorisch kräftig in die Dicke gewachsenen Markbündel. Zu den Figuren 5, 15 und 16 auf Tafel III. (1 : 140.)

Figur 4. Zu Figur 23 und 27 Tafel III. (1 : 140.)

Figur 5. Haarartige Bildung aus dem Parenchym einer Wundfläche hervorgesprosst. (1 : 80.)

Figur 6, 7, 8 und 9. Bastzellen aus einem Bündel der regenerierten Rinde eines grossen Wundgewebekörpers; die Formen z. T. noch mit kleinen Fortsätzen, endlich aber, Figur 7, von reiner Bastzellengestalt. S. Figur 1 und 2. (1 : 170.)

Figur 10 und 11. Wie Figur 5, aber von anderer Gestalt. (1 : 80.)

Figur 12. Zwei Sklerenchym-Zellen aus der Rinde des hypertrophischen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 13. Haarartige Bildung, wie die in den Figuren 5, 10 u. 11 dargestellten. (1 : 80.)

Figur 14. In der Heilung begriffene Wundgewebefläche. Unten noch die gewöhnlichen Markzellen, darüber in Teilung begriffene; die zunächst an das unveränderte Mark grenzenden Elemente liefern das Cambium, c, dessen Anlage schon jetzt an den regelmässig tangential gerichteten Wänden erkennbar ist. In der darauf folgenden Zone sind die Zellen in lebhafter Teilung, der Vorgang etwas unregelmässig, die Teilungs-Produkte von ungleicher Grösse und Gestalt. Der Umriss der einstigen Markzellen ist teilweise noch erkennbar. Aus dieser Zone regeneriert sich die Rinde. In der Nähe der Oberfläche sind schon die ersten Sklerenchym-Zellen entstanden, den Abschluss bildet Phellogen, das nach aussen Kork, nach innen Korkrinde erzeugt. (1 : 140.)

Figur 15. Sklerenchym-Zelle mit Auswuchs aus der Rinde des hypertrophischen Blattkissens. (S. Fig. 12.) (1 : 140.)

Figur 16. Haarartige Bildung, wie Figur 5, 10 und 11. (1 : 80.)

Figur 17. Sklerenchym-Zelle mit Auswüchsen von demselben Orte, wie die in Figur 12 und 15 dargestellten; sie ist verbunden mit einer Zelle, deren Wand nur wenig verdickt ist, die aber ebenfalls Ausstülpungen gebildet hat. Die beiden Zellen entstammen wahrscheinlich einer Mutterzelle. (1 : 140.)

Figur 18. Sklerenchym-Zelle, ebenfalls aus der Rinde des hypertrophischen Blattkissens. Die Form ist gekröseartig, die Ausbuchtungen hier fast in einer Ebene liegend. (1 : 140.)

Figur 19. Wie Figur 5, 10, 11 usw. (1 : 80.)

Figur 20. Zu Figur 23 und 27 auf Tafel III. (1 : 140.)

Figur 21. Collenchym-Wände an grossen Intercellular-Räumen; in der Mitte oben ein zwei Zellen verbindendes Wandstück mit zwei Tüpfeln, unten an der einen Wand drei Pectin-Zäpfchen. Aus der regenerierten Rinde eines Wundgewebekörpers. (1 : 300.)

Figur 22. Mit Tüpfeln besetzte Fläche einer Wand zwischen zwei Collenchym-Zellen; ringsum ein Intercellular-Raum. Von demselben Orte wie das in Figur 21 dargestellte Präparat. (1 : 300.)

Figur 23. Längenschnitt durch Collenchym mit den ungleich starken und verschiedenartig verdickten Wänden; links unten das Wandstück einer Sklerenchym-Zelle. Von demselben Orte. (1 : 300.)

Figur 24. Wie Figur 22. Hier ist die Verbindungsfläche mit 3 Pectin-Stäbchen besetzt. (1 : 300.)

Zur Herstellung der Figuren 1—4, 6—9, 12, 15, 17, 18 und 20 diente maceriertes Material.

Tafel V.

Kohlrabi.

Figur 1. Gewebe aus einer älteren Wundfläche. Hier ist eine Cambium-Schicht, c, tätig, die nach innen 8—10 Lagen regelmässig tafelförmig gestalteter und in Reihen geordneter Elemente erzeugt hat, von denen die Figur 3—4 Lagen wiedergibt. Nach aussen sind aus dem Cambium einige Rindenzellenlagen hervorgegangen, sowie an einzelnen Orten die Elemente des Siebteiles, s. (1 : 140.)

Figur 2. Durchschnitt einer aus Mark hervorgegangenen Wundgewebefläche. Sie ist ähnlich der in Figur 14 Tafel IV dargestellten, doch sind die Umrisse der einstigen Markzellen weniger deutlich zu erkennen. Bei c die Anlage des Cambiums. Nach dem Orte, dem das Gewebe entnommen wurde, darf man vermuten, dass es sich nicht mehr verändern würde. (1 : 140.)

Figur 3. Haarartige Bildung wie die in den Figuren 5, 10, 11 usw. auf Tafel IV abgebildeten. (1 : 80.)

Figur 4. Sklerenchym-Zelle mit verschieden gestalteten Auswüchsen, dem hypertrophischen Blattkissen entnommen. (1 : 140.)

Figur 5. Wie Figur 4. Mit lappenartigen Auswüchsen. (1 : 140.)

Figur 6. Wie Figur 3. (1 : 80.)

Figur 7. Bastartige Zelle, aus einer Gruppe sekundär entstandener solcher Elemente in der Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 8. Längeres gerades Gefäss aus dem primären Teile eines Bündels des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 9. Tracheide aus dem innern, noch wenig veränderten Teile des Bündels eines anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 10. Wie Figur 4 und 5. Zelle mit Beginn der gekröseartigen Gestaltung. (1 : 140.)

Figur 11. Kleine derbwandige Zelle vom Rande eines sekundär entstandenen Bastbündels in der Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 12 und 13. Wie Figur 3 und 6; die erstere gänzlich anomale Sprossungen darstellend. (1 : 80.)

Figur 14. Sklerenchym-Zelle mit Fortsätzen, wie die in Figur 11 dargestellte dem Rande eines Bastbündels entnommen. Der mit kräftigerer Wand versehene Teil der Zelle ist der Längenachse des Stranges parallel gerichtet. (1 : 170.)

Figur 15. Wie Figur 3, 6, 12 und 13. (1 : 80.)

Figur 16. Sklerenchym-Zelle mit stark verdickter Wand aus der Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 17. Abnorm gestaltetes kurzes Gefäss aus dem Bündel eines anomalen Blattkissens, die Oeffnungen liegen auf einer Seite. Aehnliche Elemente bilden in den später entstandenen Teilen der Bündel lange Züge. Auch hier zeigt sich die Neigung zur Erzeugung von Fortsätzen. (1 : 170.)

Figur 18 und 19. Sklerenchym-Zellen mit verschiedenen Fortsätzen, aus dem inneren Teile der Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 20. Querschnitt durch den Stiel eines Blattes, das dem Marke einer alten Knolle eingepfropft war, und sich infolge des physiologischen Gegensatzes zwischen Reis und Unterlage stark hypertrophisch entwickelt hatte. Das Parenchym, wie die Bündelgruppen und einzelne Bündel, sind bedeutend gewachsen; die Gruppen teilweise zu geschlossenen Körpern geworden. Vgl. Figur 24. (1 : 7.)

Figur 21. Parenchym-Zelle mit stumpfen Fortsätzen und wenig verdickter Wand, aus der Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 22. Tracheidenartige Zelle aus dem innern Teile eines Bündels des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 23. Sklerenchym-Zelle aus der Rinde eines solchen, mit einfachem Fortsatze. (1 : 140.)

Figur 24. Querschnitt eines normalen Blattstieles, zur Vergleichung mit dem durch anomale Ernährung vergrösserten Stiel, Figur 20. Die Bilder geben jedoch nur einen annähernd richtigen Massstab, da die halb schematische Zeichnung Figur 24 der Deutlichkeit halber bei 10facher, die des hypertrophischen Organes bei 7facher Vergrösserung gezeichnet wurde. (1 : 10.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 4, 5, 7—11, 14, 16—19, 21—23 nach maceriertem Material.

Tafel VI.

Kohlrabi.

Figur 1. Seltsam gestalteter Idioblast aus der Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 170.)

Figur 2. Kleines anomales Blattkissen mit verhältnismässig grossem Achselspross,

dessen Bündelring den obern Teil der Mitte des Bildes einnimmt; mit ihm vereinigen sich eben die Bündel der medianen Blattspurgruppe. Auf den beiden Seiten hat sich je ein geschlossener kleiner Bündelkörper gebildet. c das Cambium. (1 : 3.)

In diesem wie in den folgenden Durchschnitten der anomalen Blattkissen bedeuten die radial verlaufenden schwarzen Linien die Gefässreihen, die matt gehaltenen radialen Linien oder Felder den Weichbast, die dunkeln Punkte oder Kreise an deren Umfange Hartbastzellengruppen. Die zwischen den Gefässreihen liegenden kleinen Kreise geben konzentrische Stränge an.

Figur 3. Sklerenchymatische Zelle mit langem, zartem Fortsatze, aus dem innern Teile der Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 170.)

Figur 4. Sklerenchym-Zelle mit verschiedenen Ausstülpungen; das Ganze den Beginn einer gekröseartigen Bildung darstellend; s. die Figuren 5 und 10 auf Tafel V. (1 : 140.)

Figur 5. Zelle ähnlich der in Figur 3 abgebildeten, mit langen zartwandigen Fortsätzen. (1 : 170.)

Figur 6 und 7. Derbwandige Parenchym-Zellen, der Grenze des Holzteiles der Bündel nach den Markstrahlen hin entnommen. Aus dem anomalen Blattkissen. (1 : 170.)

Figur 8. Sklerenchym-Zelle mit derbwandigen Fortsätzen; aus der inneren Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 170.)

Figur 9. Derbwandige Zelle mit schmalen Fortsätzen, aus dem Weichbaste eines grossen Bündels des anomalen Blattkissens. (1 : 170.)

Figur 10. Anomales Blattkissen. Oben die Bündel des Achselsprosses, in den allgemeinen Körper übertretend, darunter die grosse mediane Blattspurbündelgruppe, teils im Quer-, teils im Längenschnitt getroffen. Rechts ein Strangkörper mit tief ins Innere eindringender Cambium-Falte. (1 : 2,7.)

Figur 11. Zartwandige, tracheidenartige Zellen aus dem Gefässteile des Bündels eines anomalen Blattkissens. (1 : 300.)

Figur 12. Elemente von demselben Orte mit grossen, eben angedeuteten Tüpfeln. Solche Formen bilden neben den Gefässen oft die Hauptmasse des Gefässteiles der grossen Bündel des anomalen Blattkissens. (1 : 300.)

Figur 13. Bastzelle aus der inneren Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 14. Ende einer grossen Sklerenchym-Zelle mit auffallenden Fortsätzen, aus der Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 300.)

Figur 15. Kurzes Gefäss mit einfachen Tüpfeln, aus einem Bündel des anomalen Kissens. (1 : 300.)

Figur 16. Bastzelle, wie Figur 13. (1 : 170.)

Figur 17. Grosses, anomales Blattkissen. Die Bündel der medianen Gruppe haben sich sämtlich zu kleinen mit Cambium-Ringen versehenen Körpern gestaltet; sie sind teilweise im Längenschnitte getroffen. (1 : 2, 4.)

Figur 18. Wie Figur 9. (1 : 170.)

Figur 19. Wie Figur 13 und 16. (1 : 140.)

Figur 20. Zelle mit feinen Fortsätzen; ähnlich den in den Figuren 3 und 5 dargestellten. (1 : 170.)

Figur 21. Dünnwandige Parenchym-Zelle von beinförmiger Gestalt, aus der inneren Rinde des anomalen Kissens, im Umriss. (1 : 140.)

Figur 22. Bastzelle, wie Figur 13, 16 und 19. (1 : 170.)

Figur 23. Umriss einer dünnwandigen Parenchym-Zelle mit lang ausgezogener Spitze; aus der Rinde des anomalen Kissens. (1 : 140.)

Figur 24. Anomales Blattkissen. Oben der Bündelring des Achselsprosses, darunter die grosse mediane Blattspurbündelgruppe; in ihr haben die einzelnen Bündel auf ihrer Innenseite ungleich weit nach aussen vordringende Cambium-Falten

gebildet. In der linken seitlichen Bündelgruppe sind alle Teile mit eigenen Cambium-Ringen umgeben; in der rechten läuft ein solcher um die Hälfte des Komplexes. (1 : 4,3.)

Figur 25. Auffallend gestalteter Idioblast aus der inneren oder mittleren Rinde des anomalen Kissens, mit der in Figur 1 abgebildeten zu den merkwürdigsten überhaupt beobachteten Gestalten gehörend. (1 : 170.)

Figur 26. Zu den Figuren 6 und 7. (1 : 170.)

Figur 27. Holzparenchymartige Zellengruppe, offenbar aus einer Cambium-Zelle hervorgegangen. Von demselben Orte, wie die in Figur 11 und 12 dargestellten. (1 : 300.)

Figur 28. Sklerenchym-Zelle mit lang zugespitztem feinem Ende; aus der Rinde des anomalen Kissens. (1 : 170.)

Figur 29. Sklerenchym-Zelle vom Umfange eines Bastbündels in der Rinde des anomalen Kissens. (1 : 170.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 1, 3—9, 13—16, 18—23, 25, 26, 28 und 29 wurden nach maceriertem Material ausgeführt.

Tafel VII.

Kohlrabi.

Figur 1. Normale Epidermis in der Flächenansicht. Das Präparat wurde dem oberen Teile einer jungen Knolle entnommen. (1 : 140.)

Figur 2. Anomales Blattkissen. Hier ist die mediane Bündelgruppe überwiegend entwickelt. Oben der Bündelring des Achselsprosses. (1 : 3,5.)

Figur 3. Regenerierte Epidermis in der Flächenansicht; Präparat dem oberen Teile einer Knolle mit starkem Längenwachstum entstammend. (1 : 140.)

Figur 4. Zwei Parenchym-Zellen aus der Rinde des anomalen Kissens. Die Mutterzelle, deren Umriss leicht erkennbar ist, hat sich durch eine schräg verlaufende Wand geteilt. Von den beiden Tochter-Elementen ist das eine dünnwandig geblieben, während das andere nach einer eigentümlichen Gestaltveränderung seine Wand verdickt hat. (1 : 140.)

Figur 5 und 6. Derbwandige parenchymatische Zellen aus dem äussern Teile der Bündel des anomalen Blattkissens, die in Figur 6 dargestellte mit seitlichem Fortsatz. (1 : 140.)

Figur 7. Anomales Blattkissen, in dem sich die seitlichen Bündelgruppen kräftig entwickelt haben. In der auf der linken Seite gelegenen ist jeder Strang mit eigenem Cambium-Ringe versehen. (1 : 3.)

Figur 8. Dünnwandige Parenchym-Zelle mit unregelmässiger Gestalt, aus der Rinde des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Figur 9. Drei Glieder aus einer Gefässreihe, dem älteren Teile eines Bündels des anomalen Blattkissens entnommen, mit einfacher Tüpfelung. (1 : 170.)

Figur 10. Bastzelle mit eigentümlichen Fortsätzen, aus dem Weichbaste eines grossen Bündels des anomalen Kissens. (1 : 170.)

Figur 11. Gefäss, wie die in Figur 9 gezeichneten, mit behöften Tüpfeln. (1 : 300.)

Figur 12. Kleine Bastzelle von demselben Orte, wie die in Figur 10 dargestellte. (1 : 170.)

Figur 13. Zelle vom Umfange eines Bastbündels in der inneren Rinde des anomalen Kissens. (1 : 170.)

Figur 14. Wie Figur 10. (1 : 170.)

Figur 15. Wie Figur 10 und 14. Die ursprünglich parenchymatische Zelle hat lange, auffallend gestaltete Fortsätze gebildet. Formen wie die abgebildeten sind ausschliesslich dem anomalen Kissen eigen. (1 : 170.)

Figur 16. Durchschnitt eines Wandstückes des in Figur 23 gezeichneten Elementes. (1 : 300.)

Figur 17. Wie Figur 5 und 6. (1 : 140.)

Figur 18. Anomales Blattkissen. Oben der Bündelkörper des Achselsprosses, darunter die grosse mediane Stranggruppe der Blatt-Basis. Hier haben sich die einzelnen Teile völlig von einander getrennt und es ist innerhalb derselben ausser konzentrischen Bündeln noch eine Cambium-Sichel entstanden, die Weichbaststreifen erzeugt hat. S. den Text. (1 : 3,5.)

Figur 19. Primärer Gefässteil aus dem Bündel eines anomalen Blattkissens. Die Zellen zwischen den Gefässen haben angefangen, sich zu strecken und zu teilen. (1 : 170.)

Figur 20. Dünnwandige Parenchym-Zelle mit lang zugespitzten Enden, aus der Rinde des anomalen Blattkissens. S. Figur 8 und Figuren 21 und 23 auf Tafel VI. (1 : 140.)

Figur 21. Collenchym-Zelle aus der Intumeszenz an der Schnittfläche einer Blütenstandachse. Die ursprünglich kurze Zelle hat sich beträchtlich verlängert und dabei ihre Wände verdünnt. Oben ein Tüpfelfeld in der Flächenansicht; unten im Durchschnitt. (1 : 110.)

Figur 22. Holzzellen aus einem normalen in die Rinde übergetretenen Bündelkörper. (1 : 140.)

Figur 23. Zartwandige, tracheidenartige Zelle aus dem Gefässteile eines Bündels des anomalen Blattkissens; Figur 16 gibt den Durchschnitt einer reich mit Tüpfeln besetzten Stelle der Wand eines solchen Elementes wieder. Aehnlich sind die in Figur 12 Tafel VI dargestellten Zellen. (1 : 300.)

Figur 24. Bastzelle, zu den in Figur 10, 14 und 15 dargestellten gehörend, einfachere Form. (1 : 170.)

Figur 25. Sklerenchym-Zelle vom Umfange eines Bastbündels der inneren Rinde des anomalen Blattkissens.

Figur 26. Anomales Blattkissen. Hier ist der Bündelkörper des Achselsprosses überwiegend entwickelt; er nimmt den ganzen zentralen Teil des Kissens ein. (1 : 5,3.)

Figur 27. Anlage eines konzentrischen Bündels im innern Parenchym-Strahl eines Stranges des anomalen Blattkissens. (1 : 140.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 4—6, 8, 10, 12—15, 17, 20, 22, 24 und 25 nach maceriertem Material.

Tafel VIII.

Kohlrabi.

Figur 1. Zellengruppe aus der äusseren Region des Weichbastes eines anomalen Blattkissens im Längenschnitt; in der Mitte drei Sklerenchym-Zellen mit lang zugespitzten Enden. Die zartwandigen Zellen zeigen Andeutung von collenchymatischer Wandverdickung. (1 : 140.)

Figur 2. Sekundär entstandenes Bastbündel, in der inneren Rinde eines grossen anomalen Blattkissens gelegen. Die Wände der Bastzellen bis zum Schwinden des Lumens verdickt; am Umfang des Bündels drei parenchymatische Sklerenchym-Zellen. Die Elemente des Parenchyms wurden mit einfachen Linien gezeichnet; auf ihren Wänden zahlreiche Tüpfel. Solche Bastbündel finden sich vereinzelt auch in der äusseren Rinde. (1 : 170.)

Figur 3. Zellengruppe aus der Weichbast-Region des anomalen Kissens, nahe beim Cambium gelegen. Es sind zwei bastzellenartige Idioblasten im Durchschnitt getroffen. (1 : 140.)

Figur 4. Kleiner seitlicher Gefässkörper aus dem anomalen Kissen. Durch den Kreis

wird der Cambium-Ring, durch die Punktreihen werden die Gefässe, durch die matten radialen Linien die Weichbaststränge, durch die dunkeln Kreise oder Ellipsen am Umfange die Hartbastbündel angedeutet. Halbschematisch. (1 : 12.)

Figur 5. Querschnitt durch die äussere Rinden-Region des normalen Blattkissens. Unter der Epidermis eine Collenchym-Zellenlage, darauf das Chlorophyll führende, an Intercellularen reiche Parenchym. (1 : 170.)

Figur 6. Querschnitt einer Zellengruppe aus der Weichbast-Region des anomalen Kissens. Hyphenartiger Fortsatz einer Sklerenchym-Zelle, die dem nächsten Schnitte angehört; der Schlauch geht aus der Unterseite des kurzen geraden Fortsatzes hervor. (1 : 170.)

Figur 7. Gruppe von primären Gefässen mit sekundär daran entstandenem Cambium und Siebbündel, dem Gefässkörper eines anomalen Kissens entnommen; der kleine Weichbaststrang war dem Mittelpunkte des Körpers zugewandt. (1 : 170.)

Figur 8. Beginn der Volum-Vergrösserung und Teilung in der Rinde des anomalen Kissens; auf der linken Seite die ersten Sklerenchym-Zellen. Vgl. Figur 5. (1 : 170.)

Figur 9. Aehnlicher Körper wie der in Figur 4 dargestellte. Bezeichnungen wie dort. Die sieben kleineren und grösseren Kreise und Ellipsen deuten die konzentrischen Bündel an. (1 : 10,5.)

Figur 10. Bündelkörper wie in Figur 4 und 9. Das Cambium hat hier eine tiefe Falte ins Innere des Körpers gebildet. (1 : 10,5.)

Figur 11. Anomales Kissen. Beginn des Wachstums der Zellen an einer primären Gefässgruppe des Stranges eines Bündelkörpers; die ursprünglich isodiametrischen Zellen haben sich lang gestreckt. (1 : 170.)

Figur 12. Grösserer Bündelkörper aus dem anomalen Kissen. Die vier Stränge auf der rechten Seite haben einen gemeinsamen Cambium-Streifen, der sich an den Enden einwärts biegt; das untere und die drei auf der rechten Seite gelegenen Bündel sind durch eine gemeinsame Cambium-Platte vereinigt, die drei tiefe Falten und an den Enden Einbiegungen nach innen bildet; der obere Strang ist mit eigener Platte versehen. Im ganzen Körper 32 konzentrische Bündel. (1 : 5.)

Figur 13. Anomales Blattkissen. Zellengruppe aus dem Siebteile des konzentrischen Bündels eines Gefässkörpers. Die Wände sind unregelmässig verdickt und von gelber Farbe; an zwei Orten, in der Mitte und auf der rechten Seite, erkennt man kollabierte Zellen. (1 : 300.)

Figur 14. Anomales Kissen. Zellengruppe aus der Weichbast-Region eines Bündelkörpers. Unter der zartwandigen Parenchym-Zellenschicht sieht man zwei Sklerenchymelemente, deren eines auf seiner Unterseite einen Fortsatz erzeugt hat, der sich in zwei hyphenartig wachsende Enden gabelt. Vgl. Figur 6. (1 : 170.)

Figur 15. Anomales Kissen. Zellengruppe aus dem inneren Drittel eines Parenchym-Strahles im Gefässteile eines Bündelkörpers. Die Intercellular-Räume sind nicht immer so gross, wie in dem hier dargestellten Beispiele. (1 : 170.)

Tafel IX.

Kohlrabi.

Figur 1. Anomales Kissen. Anlage eines Siebteiles im Parenchym-Strahle zwischen zwei Bündeln. Unten sieht man drei Gefässe, darüber zwei Cambium-Wände, über diesen Gruppen kleinerer Zellen, die Anlagen der Siebröhren und verwandten Elemente. (1 : 170.)

Figur 2. Anomales Kissen. Cambium-Bildung zu beiden Seiten der primären Gefäss-

reihe eines Bündels. Die beiden Platten vereinigen sich oben zwischen den Gefässen; die zwei innersten von diesen, in der Figur oben gelegenen, werden daher von den übrigen getrennt. Auf der von den Gefässen abgewandten Seite der Cambium-Streifen sieht man an drei Orten die Anfänge der Siebröhrenbildung; in der Umgebung der inneren Gefässe eine Reihe junger Wände. (1 : 140.)

Figur 3 Anomales Blattkissen. Gruppe von Siebröhren und den dazu gehörenden Zellenformen aus einem in dem Gefässteile eines Stranges sekundär entstandenen konzentrischen Bündel. (1 : 300.)

Figur 4. Anomales Kissen. Bündelkörper wie in Figur 4, 9, 10 und 12 auf Tafel VIII. Das Cambium hat eine tiefe Falte ins Innere des Körpers gebildet, die in vier zwischen die inneren Teile der Stränge eindringende Seitenfalten ausläuft. In diesem Körper sind 22 konzentrische Bündel entstanden. (1 : 6.)

Figur 5. Anomales Kissen. Aeusserer Teil eines grossen Bündels, schematisch. Um die zwei Gefässreihen auf der rechten Seite sind Cambium-Platten entstanden, c oben, die sich unten an das ursprünglich vorhandene Cambium, c unten, ansetzen; in der Mitte um zwei Gefässreihen eine geschlossene Cambiumellipse; links davon ein Cambium-Streifen auf der inneren Seite einer Gefässreihe. (1 : 10,5.)

Figur 6. Anomales Kissen. Einfache Sklerenchym-Zelle und Idioblast aus der inneren Rinde; dieser hat an seinem einen Fortsatze ein nach unten gerichtetes spitzes Ende gebildet, in der Figur im Durchschnitt angedeutet. (1 : 140.)

Figur 7. Hypertrophische Pflanze. Halbkugelförmig angeschwollener Achselspross. Zellengruppe aus dem Marke, aus einer Mutterzelle hervorgegangen. (1 : 140.)

Figur 8. Kohlrabi, anomales Blattkissen. Anlage eines konzentrischen Bündels in dem Gefässteile eines Stranges. Die in der Figur oben und unten liegenden Gefässe sind zunächst durch lebhafte Teilung der dünnwandigen Zellen zwischen ihnen von einander entfernt worden; dann ist in der Mitte das Bündel entstanden. (1 : 170.)

Figur 9 und 10. Wirsing, hypertrophische Pflanze. Bastartige Idioblasten aus dem stark entwickelten Weichbaste des oberen Stammteiles. (1 : 240.)

Figur 11. Anomales Kissen. Parenchym-Strahl zwischen zwei Bündeln in deren Weichbast-Region. Die Breite des Strahles nimmt nach aussen rasch zu. Zunächst dehnen sich die Zellen in tangentialer Richtung stark aus, dann erst beginnt die Teilung. (1 : 140.)

Figur 12. Hypertrophische Pflanze. Halbkugelförmiger Achselspross. Zartwandiges Gewebe, statt des Holzes vom Cambium erzeugt; innen ein primäres Gefäss, von einer Gruppe etwas derbwandigerer Zellen umgeben. (1 : 140.)

Figur 13. Zu Figur 7 gehörend. Zellengruppe aus der Rinde eines grossen Achselsprosses. Die Gruppe ist aus einer Mutterzelle hervorgegangen, die innere Zelle sklerenchymatisch geworden. (1 : 140.)

Figur 14. Anomales Blattkissen. Beginn des Wachstums im innern Teile eines Strahles zwischen zwei Bündeln. Die collenchymatisch verdickten Wände strecken und verdünnen sich dabei. Vgl. Figur 11 auf Tafel VIII. (1 : 170.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 9 und 10 nach maceriertem Material.

Tafel X.

Figur 1. Kohlrabi. Normale Epidermis im Querschnitt, einer Seitenknolle entnommen. Unter der Haut Collenchym. (1 : 300.)

Figur 2. Kohlrabi. Flächenansicht der Haut, zu Figur 1. (1 : 300.)

Figur 3. Kohlrabi. Regeneration der Oberhaut an einer kleinen Seitenknolle. Der Kork löst sich eben von der jungen Epidermis ab; man sieht noch einige

Ansatzstellen der Korkwände. In der Oberhaut noch Tangential-Teilungen. (1 : 300.)

Figur 4. Kohlrabi. Regenerierte Epidermis, Flächenansicht. In der Mitte eine Zelle mit Cellulose-Pfropf. (1 : 300.)

Figur 5. Kohlrabi. Spaltöffnung in der regenerierten Oberhaut. Der Spalt klein und mit einem Pfropf verschlossen. (1 : 300.)

Figur 6. Kohlrabi. Regenerierte Epidermis mit sehr gleichmässig ausgebildeten Zellen. (1 : 300.)

Figur 7. Kohlrabi. Regenerierte Oberhaut in der Flächenansicht, mit normal ausgebildeter Spaltöffnung. (1 : 300.)

Figur 8 und 9. Kohlrabi. Querschnitte durch regenerierte Oberhautflächen. Hier sind die Zellen weniger gleichartig gestaltet, als in der in Figur 6 dargestellten Fläche; in Figur 9 ein Durchschnitt durch eine kleine Rippe auf der Fläche. (1 : 300.)

Figur 10. Kohlrabi. Ein bei der Spaltung einer Knospe auf der Oberseite verletzter und seiner Fläche beraubter Blattstiel. Auf der Oberseite ist eine Lage von Bündeln entstanden, die im normalen Stiele nicht vorhanden sind. (1 : 9,6.)

Figur 11. Kohlrabi. Wie voriger, aber auf der Unterseite verletzter Stiel. Auch hier sind Bündel in Ueberzahl erzeugt worden. (1 : 9,6.)

Figur 12. Cucurbita Pepo. Mit dem Eigengewicht belasteter Fruchtstiel. Zwei Elemente aus dem grosszelligen Parenchym zwischen den grossen Bündeln am Umfange, etwa der Höhe der Siebteile entnommen. Vergl. Fig. 13. (1 : 140.)

Figur 13. Cucurbita Pepo. Unbelasteter Fruchtstiel. Eine den beiden in Figur 12 dargestellten entsprechende Zelle. (1 : 140.)

Figur 14. Cucurbita Pepo. Unbelasteter Fruchtstiel. Kleine Gruppe von Bastzellen aus einem grossen Bündel. Vgl. Figur 19. (1 : 300.)

Figur 15. Kohlrabi. Halber Durchschnitt einer Knolle mit eingefügter Knolle als Reis. Die Figur gibt das Bild einer dünnen, mit Kalilösung macerierten Gewebeplatte, mit Hilfe einer Pause hergestellt. Links sieht man die Basis des Reises, R; h der Durchschnitt der einen Hälfte seines Holzkörpers; an dessen Grunde die kräftigsten Bündelverbindungen. In der Knolle ist das Wassergewebe ausserordentlich stark entwickelt. (1 : 1,6.)

Figur 16. Cucurbita Pepo. Belasteter Fruchtstiel. Element aus dem kleinzelligen Parenchym zwischen dem Collenchym und dem Baste. Vgl. Figur 17. (1 : 140.)

Figur 17. Cucurbita Pepo. Unbelasteter Fruchtstiel. Zelle von dem entsprechenden Orte, wie die in Figur 16 abgebildete.

Figur 18. Kohlrabi. Normales Blattkissen mit den Bündelkörpern vor dem Eintritt in den allgemeinen Holzkörper. Zu vergleichen mit den auf Tafel VI und VII dargestellten anomalen Blattkissen. (1 : 3.)

Figur 19. Cucurbita Pepo. Belasteter Fruchtstiel. Kleine Gruppe von Bastzellen aus einem grossen Bündel. Vgl. Figur 14. (1 : 300.)

Figur 20. Kohlrabi. Beim Halbieren eines Scheitels seitlich verletzter Blattstiel. Regeneration der Bündel auf dieser Seite. (1 : 9,6.)

Tafel XI.

Figur 1. Kohlrabi. Querschnitt der Fläche eines normal gebauten Blattes. (1 : 140.)

Figur 2. Wirsing. Normale Pflanze. Sklerenchym-Zelle mit Fortsätzen, aus der Stammrinde in der Nähe der Ansatzstelle des Blattes. (1 : 140.)

Figur 3. Kohlrabi. Querschnitt der Fläche eines hypertrophischen Blattes. (1 : 140.)

Figur 4. Kohlrabi. Anomales Kissen. Beginn des Wachstums in einem Parenchym-Strahl zwischen den Gefässteilen zweier Bündel. Vgl. Figur 11 Tafel VIII und Figur 14 Tafel IX. (1 : 170.)

Figur 5. Kohlrabi. Halbkugelig angeschwollener Achselspross der hypertrophischen

Pflanze. Vier Elemente aus einer Sklerenchym-Zellenschicht, die dicht hinter dem Weichbast gelegen war. Die Gestalten der Zellen teils normal, teils anomal; häufig kommen Fortsätze vor, die in radialer Richtung zwischen den Reihen zartwandiger Elemente hinwachsen. Auf der rechten Seite der dargestellten Zellenreihe lag der Weichbast. (1 : 170).

Figur 6. Wirsing. Zu Figur 2 gehörig. (1 : 140.)

Figur 7. Wirsing. Hypertrophische Pflanze. Querschnitt durch vier Bündel des Holzkörpers im obersten Stammteil. c der Cambium-Ring mit seinen Einfaltungen, w der Weichbast, an seiner äussern Grenze die Hartbastsicheln; r die Rinde. Die feine radiale Strichelung im Gefässteile gibt hier wie in ähnlichen Figuren den Ort fester Holzzellen an; der Raum zwischen den Gefässreihen wird von zartwandigem Gewebe eingenommen. (1 : 20.)

Figur 8. Wirsing. Hypertrophische Pflanze. Sklerenchym-Zelle mit Fortsätzen, aus dem stark entwickelten Weichbaste des oberen Stammteiles. Wie Figur 9 und 10 Tafel IX. (1 : 240.)

Figur 9. Wirsing. Normale Pflanze. Querschnitt durch vier Bündel des Holzkörpers in der Region unter dem Blütenstande, entsprechend der Höhe des in Figur 7 wiedergegebenen Querschnittes. Bezeichnungen wie in Figur 7. (1 : 20.)

Figur 10. Phyllocactus. Regenerierter Holzkörper aus dem Flügel eines Sprosses. (Vgl. Fig. 22.) Das eine links oben gelegene Bündel tritt gerade in den Ring ein. Die ausgezogenen radialen Linien bedeuten auch hier Regionen fester Holzzellen, die Punkte Gefässe. (1 : 6.)

Figur 11. Wirsing. Hypertrophische Pflanze, in horizontaler Lage belastet. Der Holzring ist oben und unten stärker entwickelt, als an den Seiten (die Stellung der Figur entspricht der Lage der Achse). Auf der Ober- und Unterseite, besonders auf jener, sind sekundär Hartbastbündel, h, entstanden, die auf den Seiten weniger vorkommen. (1 : 2,4.)

Figur 12. Wirsing. Wie Figur 8. (1 : 240.)

Figur 13. Phyllocactus. Normal gebautes Gefäss mit Holzzellen. (1 : 300.)

Figur 14. Phyllocactus. Drei Gefässe, umgeben von zartwandigen Zellen, aus einem hypertrophischen Sprosse. Vgl. Figur 13. (1 : 300.)

Figur 15. Phyllocactus. Kompensatorisch stark gewachsene Bündel aus einem zum Steckling gemachten Flügel des Sprosses. Vgl. Figur 17. (1 : 6.)

Figur 16. Wirsing. Wie Figur 8 und 12. (1 : 300.)

Figur 17. Phyllocactus. Querschnitt eines als Steckling verwandten Sprossflügels. Vgl. Tafel XIX, Figur 8. (1 : 3,5.)

Figur 18. Phyllocactus. Kräftiger Spross im Durchschnitt, nach der Operation. Der Kreis in der Mitte gibt den Holzkörper wieder. Die kleinen Bündel im Parenchym treten verhältnismässig zu stark hervor. (1 : 1,6.)

Figur 19. Phyllocactus. Querschnitt eines etwas asymmetrischen Sprosses. Die kleinen Bündel wie in Figur 18. (1 : 1,6.)

Figur 20. Wirsing. Hypertrophische Pflanze. Grosser medianer Blattspur-Bündelkörper vor dem Eintritt in den allgemeinen Holzkörper. In der Mitte der sekundär entstandene konzentrisch gebaute Strang. Vgl. Figur 21. (1 : 12.)

Figur 21. Wirsing. Normale Pflanze. Mediane Blattspur-Bündelgruppe von demselben Orte, wie die in Figur 20 dargestellte. Die beiden Figuren veranschaulichen die bedeutenden Veränderungen, die in der hypertrophischen Pflanze stattfinden. (1 : 12.)

Figur 22. Phyllocactus. Querschnitt eines Stammflügels (s. Taf. XIX Fig. 4 unten rechts) mit kompensatorisch erzeugtem Holzkörper. Vgl. Figur 10. (1 : 1,5.)

Figur 23. Phyllocactus. Kleiner hypertrophischer Spross im Durchschnitt. In der Mitte der stark gewachsene Holzkörper. (1 : 1,5.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 2, 6, 8, 12 und 16 nach maceriertem Material.

Tafel XII.

Figur 1. Phyllocactus. Leitbündel eines hypertrophischen Sprosses. Der vor der Operation schon entwickelte, mit normalen Holzzellen und Gefässen versehene Teil ist durch Längsstrichelung angedeutet; dann folgt die nach der Operation entstandene zartwandige Region mit der Reihe kleinerer Gefässe, hierauf der Weichbast, die mattgetönte Zone, und aussen das primär entstandene Hartbastbündel mit Querstrichelung. Halbschematisch. (1 : 70.)

Figur 2. Helianthus annuus. Normale Pflanze. Tracheide von gewöhnlicher Form aus dem Stammholzkörper. Tüpfel mangelhaft wiedergegeben. (1 : 300.)

Figur 3. Helianthus annuus. Normale Pflanze. Gewöhnliche Holzzelle von demselben Orte. (1 : 140.)

Figur 4. Hel. annuus. Normale Pflanze. Teil eines Markstrahles im Querschnitt; seine Zellen bloss mit Umrisslinien angegeben. (1 : 140.)

Figur 5. Hel. annuus. Nicht starke hypertrophische Pflanze. Querschnitt durch den obern Stammteil, oben die drei Wülste unter einem Blatte. Die innere Umrisslinie gibt die Grenze zwischen Mark und Holzkörper, die mittlere die Grenze zwischen Holzkörper und Rinde an. (Nat. Grösse.)

Figur 6. Hel. annuus. Geteilte Holzzelle aus dem Stamm der normalen Pflanze. (1 : 140.)

Figur 7. Hel. annuus. Holzparenchym-Zelle von demselben Orte. Die Cambium-Zelle hat sich nur einmal geteilt. (1 : 300.)

Figur 8. Phyllocactus. Leitbündel eines Sprosses, der nach einer Periode hypertrophischer Entwickelung durch Verbindung mit einem Reise wieder in die normalen Verhältnisse zurückgeführt worden war. Oben der primäre Teil mit normalen Gefässen und Holzzellen, dann der anomal gebaute mit kleinen, tangential verlängerten Gefässen versehene und hierauf der nach der Einfügung des Reises entstandene normale Zuwachs. Halbschematisch. (1 : 70.)

Figur 9. Helianthus annuus. Hypertrophe Pflanze. Querschnitt des Stammes in etwas tieferer Region, als der in Figur 5 dargestellte. Oben ein stark und zwei weniger hervortretende Wülste unter einem Blatte. Nat. Grösse.

Figur 10. Hel. annuus. Kurze tracheidenartige Zelle aus dem Holzkörper des normalen Stammes. (1 : 300.)

Figur 11. Hel. annuus. Normale Pflanze. Markstrahl im Tangential-Schnitte; die Zellen nur mit Umrisslinien angedeutet. (1 : 140.)

Figur 12. Phyllocactus. Dreiflügliger hypertrophischer Spross. Vgl. Tafel XI, Figur 23. (1 : 1,5.)

Figur 13. Hel. annuus. Aehnliches Bild wie Figur 5. Nat. Grösse.

Figur 14. Hel. annuus. Normaler Stamm. Querschnitt, etwa der Höhe entnommen, wie der in Figur 5 wiedergegebene. Die innere Grenze des festen Holzkörpers wird durch die vielfach wellig gebogene, die äussere Grenze durch die mittlere Linie angegeben. Im zentralen Teile des Markes eine Höhle. Nat. Grösse.

Figur 15. Hel. annuus. Hypertrophe Achse, die sich überwiegend im untern Teile verdickt hatte. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Der Holzkörper ist stark entwickelt, und im mittleren und äusseren Teile anomal gebaut. Nat. Grösse.

Figur 16. Hel. annuus. Normale Pflanze. Die ausgezogenen Linien stellen eine Lage tracheidenartiger Elemente an der Grenze eines Bündels dar (s. Tafel XIII, Fig. 6), die eine davon durch eine Querwand geteilt. Unter ihnen eine Lage Markstrahlzellen, mit punktierten Linien angegeben. Alles nur mit Umrisslinien gezeichnet, um die Grösse und Form der Zellen anzudeuten. (1 : 140.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 2, 3, 6,7 und 10 nach maceriertem Material.

Tafel XIII.

Helianthus annuus.

Figur 1. Normale Pflanze. Kurze und verhältnismässig weite Holzzelle. (1 : 300.)
Figur 2. Normale Pflanze. Lange tracheidenartige Zelle aus der Mitte eines breiten Markstrahles. (1 : 300.)
Figur 3. Normale Pflanze. Gefässreihe mit den angrenzenden Elementen eines breiten Markstrahles, in den Umrisslinien wiedergegeben. Links die Gefässreihe; an diese angrenzend hohe Strahlen-Elemente, nach der Mitte des Strahles die kürzeren Zellen. (1 : 140.)
Figur 4. Kurze tracheidenartige Zelle aus dem Holzkörper des normalen Stammes. (1 : 300.)
Figur 5. Normale Pflanze. Längeres Gefäss von mittlerer Weite mit einfachen Tüpfeln. (1 : 140.)
Figur 6. Normaler Stamm. Tracheidenartiges Element mit kleinen, spaltenförmig behöften Tüpfeln. (1 : 300.)
Figur 7. Normale Pflanze. Holzparenchym-Zellenreihe aus dem Stamm. (1 : 300.)
Figur 8. Normaler Stamm. Gruppe von Holzzellen im Querschnitt. (1 : 300.)
Figur 9. Normaler Stamm. Kurzes, weites Gefäss. (1 : 140.)
Figur 10. Hypertrophischer Stamm. Grosses Bündel aus dem Wulste unter einem Blatte. Die obere Linie gibt die Grenze zwischen dem Bündel- und Markgewebe an; die drei Ellipsen bedeuten nach innen verlagerte Gruppen primärer Gefässe. Darauf folgen die Reihen der später entstandenen Gefässe, auf mittlerer Höhe von Holzzellen, durch Längsstrichelung bezeichnet, sonst von zartwandigen Elementen umgeben. Zwischen den Reihen breite Parenchym-Strahlen. Ausserhalb des Cambiums entsprechen den Gefässreihen schmale lange Weichbaststreifen, getrennt durch breite Parenchym-Strahlen. In der Mitte liegen an der Grenze nach der Rinde zwei primäre Hartbastbündel. (1 : 9.)
Figur 11. Normaler Stamm. Derbwandige Parenchym-Zelle von der Grenze des Holzkörpers; Uebergangsbildung von den kurzen tracheidenartigen Elementen zum Parenchym. (1 : 300.)
Figur 12. Normaler Stamm. Medianes starkes Blattspurbündel aus dem Holzkörper. Weichbast, in der Zeichnung hell gelassen, und Hartbast füllen eine tiefe Falte im Holzteile aus. (1 : 9.)
Figur 13. Normaler Stamm. Markstrahlzelle im Umriss, mit ungewöhnlicher Teilung. (1 : 140.)
Figur 14. Normaler Stamm. Kleineres Bündel aus dem festen Holzkörper. (1 : 9.)
Figur 15. Normaler Stamm. Gefäss mit zugespitzten Enden. S. Figur 5 und 9. (1 : 140.)
Figur 16. Normaler Stamm. Radiale Fläche von Markstrahlzellen aus der Rand-Region. Nur mit den Umrisslinien dargestellt. (1 : 140.)
Figur 17. Normaler Stamm. Wandstück eines Gefässes mit behöften Tüpfeln. (1 : 680.)
Figur 18. Hypertropher Stamm. Anomal gebautes Gefäss. Die untere, auf der Hinterseite gelegene Oeffnung durch die punktierte Linie angedeutet. (1 : 300.)
Figur 19. Normaler Stamm. Radiale Platte niedriger Zellen aus einem breiten Markstrahl, in Umrisslinien. (1 : 140.)
Figur 20. Normaler Stamm. Schmaler Markstrahl im Querschnitt aus einer mittleren Reihe breiter und zwei Randreihen schmaler Zellen bestehend, die eine dieser Reihen örtlich durch Holzzellen unterbrochen. (1 : 140.)
Figur 21. Hypertropher Stamm. Anomal gebautes Gefäss. Wie Figur 18. (1 : 300.)
Figur 22. Normaler Stamm. Zwei Uebergangsbildungen von Tracheiden zu Parenchym. Vgl. Figur 4 und 11. (1 : 300.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 1, 4, 5, 6, 7, 9, 11, 13, 15, 18, 21 und 22 nach maceriertem Material.

Tafel XIV.

Helianthus annuus. Hypertrophische Pflanze.

Figur 1 und 2. Anomal gebaute Holzzellen aus dem im untern Teile verdickten Stamme. Vgl. Tafel XII, Figur 15. (1 : 300.)
Figur 3. Holzparenchym-Zellen von demselben Orte. (1 : 300.)
Figur 4 und 5. Zwei Markstrahlen im Querschnitt; nur mit den Umrisslinien gezeichnet. (1 : 140.)
Figur 6. Markstrahl im radialen Längenschnitt, in Umrisslinien gezeichnet. (1 : 140.)
Figur 7. Anomale Tracheide mit netzförmiger Wandverdickung. Die Verdickungsleisten sind in der Figur etwas zu kräftig aufgetragen. (1 : 300.)
Figur 8. Anomale Tracheide von anderer Form. (1 : 300.)
Figur 9. Anomal gebaute Holzzelle mit charakteristischer Spitzenbildung. (1 : 300.)
Figur 10. Kurzes weites Gefäss. (1 : 300.)
Figur 11. Sförmig gebogene, anomale Holzzelle. (1 : 300.)
Figur 12. Zellen eines Markstrahles im Querschnitt. (1 : 300.)
Figur 13. Anomal gebaute Holzzelle. (1 : 300.)
Figur 14. Derbwandige Parenchym-Zelle von der Grenze des Holzkörpers. (1 : 300.)
Figur 15. Markstrahl im tangentialen Längenschnitt. In Umrisslinien. (1 : 140.)
Figur 16. Anomal gebaute Holzzelle, an einem Ende gegabelt. (1 : 300.)
Figur 17. Kurzes Gefäss. (1 : 300.)
Figur 18. Tracheidenartiges, anomal gestaltetes Element. (1 : 300.)
Figur 19. Kurzes, gänzlich anomal geformtes Gefäss. Unten ist ein schnabelartiges Ende gebildet, an dem sich die eine Durchbrechung befindet; die andere sieht man mitten auf der Hinterseite. (1 : 300.)
Figur 20. Gruppe von Holzzellen im Querschnitt. (1 : 300.)
Figur 21. Wie Figur 14. (1 : 300.)
Figur 22. Abweichend gebaute Tracheide. (1 : 300.)
Figur 23. „ „ Holzzelle. (1 : 300.)
Figur 24. „ gebautes Gefäss. Die untere Durchbrechung der Wand wurde, weil in der gezeichneten Lage des Elementes wenig sichtbar, nicht eingetragen. (1 : 300.)
Figur 25. Durchaus anomal gestaltetes Gefäss; die beiden Durchbrechungen in seinem weitern Teile. (1 : 300.)
Figur 26. Reihen von Rindenzellen in lebhafter Teilung, sich partiell von einander trennend und dabei grosse Intercellularen bildend. Wachstum vor dem Verfall. (1 : 140.)
Figur 27. Kurzes holzparenchymzellenartiges Element. (1 : 300.)
Figur 28. Ende einer Holzzelle mit gabelförmiger Bildung. (1 : 300.)
Figur 29. Zelle, wie die in Figur 27 abgebildete, mit einem eigentümlich gestalteten Ende. (1 : 300.)
Figur 30. Anomal gebautes Gefäss. (1 : 300.)

Die Zeichnungen zu den Figuren 1—3, 7—11, 13, 14, 16—19, 21—25, 27—30 nach maceriertem Material.

Tafel XV.

Kohlrabi.

Figur 1. Pflanze mit den Blattkissen-Tumoren, wiedergegeben in annähernd einem Drittel der natürlichen Grösse.

Figur 2. Blattkissen mit Achselspross, dieser nur an der Basis verdickt, der Region des Blütenstandes entnommen. In natürlicher Grösse.
Figur 3. Auswuchs am unteren Teile des Stammes einer hypertrophischen Pflanze. In zweifacher Grösse.
Figur 4. Aehnliche Auswüchse, am Stamme dicht über der Erde entstanden. In natürlicher Grösse.
Figur 5. Stammstück mit dem unteren Teile eines Blattstieles. Die normale Gestalt in natürlicher Grösse.
Figur 6. Hauptwurzel der hypertrophischen Pflanze mit knolligem Auswuchs.
Figur 7. Unterer Teil der hypertrophischen Hauptachse mit ähnlichen kleinen und grössern Bildungen.
Figur 8. Sprossstück mit dem unteren Teile des Blattstieles und Achselsprosses, dem unteren Teile des Blütenstandes der normalen Pflanze entnommen.

Tafel XVI.

Kohlrabi.

Figur 1. Grosser Blattkissen-Tumor, mit rissiger Oberfläche, in der vordern Ansicht.
Figur 2. Kleiner Tumor an einem Seitenzweige des Blütenstandes, mit stark entwickeltem Achselspross. Unter dem Tumor ein vortretender Hügel an der Achse.
Figur 3. Blattachsel mit halbkugelig angeschwollener Basis des Achselsprosses. Aus der Region des Blütenstandes.
Figur 4. Blattkissen-Tumor mit der Blatt-Basis und dem angeschwollenen Grunde des Achselsprosses.
Figur 5. Dem vorigen ähnlicher Körper ohne Blatt-Basis, von vorn gesehen.
Figur 6. Tumor, mit rissiger Oberfläche, die Blatt-Basis noch vorhanden, in der vorderen Ansicht.
Figur 7. Glatter Tumor mittlerer Grösse mit der Blattnarbe, von vorn gesehen.
Figur 8. Grosser Tumor mit einigen Rissen; das Blatt ist abgefallen.
Figur 9. Tumor mit verhältnismässig stark entwickelter Blatt-Basis.
Figur 10. Knolle des ersten Jahres mit grossem Wundgewebekörper, seine Grenze sehr deutlich.
Figur 11. Blattkissen-Tumor mit stark hervortretendem mittlerem, rissig gewordenem Teile; auf dem Körper die Blatt-Basis.
Figur 12. Grosser Tumor mit rissiger Oberfläche in der Seitenansicht; die Blatt-Basis noch vorhanden.
Figur 13. Einer der am stärksten entwickelten Tumoren in der Seitenansicht; die Oberfläche ist zwar noch fast glatt, aber von wulstigen Erhöhungen uneben; vom Blatt nur noch die Narbe sichtbar.
Figur 14. Wie Figur 10. Der Wundgewebekörper wie dort etwas einseitig entwickelt.
Figur 15. Wie Figur 10 und 14. Hier hat der Wundgewebekörper einen Umfang und eine Form erhalten, durch die die normale Gestalt fast wiederhergestellt ist.

Alle Figuren in natürlicher Grösse.

Tafel XVII.

Figur 1. Kohlrabi. Mit Tumoren besetztes Sprossstück.
Figur 2. Kohlrabi. Knolle, deren Mark eine andere Knolle eingepfropft war. Die Unterlage ist nicht mehr in die Dicke gewachsen; die eingefügte Knolle hat ihren zur Zeit der Operation vorhandenen Querdurchmesser auch nicht mehr vergrössert, wohl aber am Scheitel einen Zuwachs gebildet, der selbst zu einer

stattlichen Knolle wurde. Diese ist aber nicht ganz regelmässig gestaltet, sondern mit mancherlei kleinen Unebenheiten versehen. In annähernd ½ der natürlichen Grösse.

Figur 3. Wirsing. Fleischiger Teil der Achse mit einem knollenartigen Seitensprosse. In natürl. Grösse.

Figur 4. Kohlrabiknolle, die im ersten Jahre wiederholt in unregelmässiger Weise platzte, dabei ihren Scheitel verlor, und im zweiten Jahre äusserlich keinerlei Wachstum zeigte. In ½ der natürl. Grösse.

Figur 5. Kohlrabi. Alte Knolle, deren Mark im Frühjahr zwei Blätter eingepfropft wurden. (S. Fig. 1, Taf. XVIII.) Nachdem diese im folgenden Winter abgestorben waren, ging die Knolle nicht zu Grunde, sondern brachte an der Schnittfläche Gewebewucherungen und später einen Adventiv-Spross hervor, der sich zu einer kleinen Knolle gestaltete. In ½ der natürl. Grösse.

Figur 6. Wirsing. Stammstück wie in Figur 3 mit knollenartigem Spross, von der Seite gesehen. In natürl. Grösse.

Figur 7. Kohlrabi. Die Knolle ist infolge der Entfernung der Blätter der einen Seite auf der entgegengesetzten so stark gewachsen, dass der Scheitel nunmehr senkrecht nach unten sieht. In etwa ⅔ der natürl. Grösse.

Tafel XVIII.

Figur 1. Kohlrabi. Knolle, die im zweiten Jahre des Scheitels beraubt, und deren Mark zwei Blätter eingepfropft worden waren. Diese sind kräftig gewachsen und bewegen sich nun, im Herbste, abwärts, dabei ihre Flächen einrollend. Verkl.

Figur 2. Brassica Rapa var. oleifera. Oberes Blatt, infolge der Entfernung des Blütenstandes negativ geotropisch geworden und senkrecht emporgerichtet; seine Ränder haben sich dabei rückwärts gekrümmt. In natürl. Grösse.

Figur 3. Helianthus annuus. Oberer Teil der Achse einer normalen Pflanze. In ½ der natürl. Grösse.

Figur 4. Helianthus annuus. Oberer Teil der Achse einer am Blühen verhinderten Pflanze. In ½ der natürl. Grösse.

Figur 5. Kohlrabi. Unten eine alte Knolle, die am Blühen verhindert wurde. Die Achse hat oben einen Seitenspross erzeugt, dessen Blütenbildung man wieder unterdrückte. Aus ihm ging eine kleine Knolle hervor, die man wieder nicht zum Blühen kommen liess. Das ganze Gebilde erreichte ein Alter von 5 Jahren. In ⅔ der natürl. Grösse.

Figur 6. Brassica Rapa var. oleifera. An der Achse links die Basis des zweithöchsten Blattes, dessen Mittelnerv senkrecht emporgerichtet ist. In natürl. Grösse.

Tafel XIX.

Figur 1. Kohlrabi. Der Länge nach halbierte Knolle mit stark hervortretendem Wundgewebekörper; das Scheitelende zur Seite gebogen. In ⅔ der natürl. Grösse.

Figur 2. Phyllocactus. Form der Operation, in der am basalen Ende der normale Holzkörper entfernt wurde. Um die störende Entwickelung von Seitentrieben zu verhindern, entfernte man das Gewebe der Blattachseln in der untern Sprosshälfte vollständig. In ½ der natürl. Grösse.

Figur 3. Kohlrabi. Zwei Knollen übereinander. Die obere ist infolge der Verdunkelung der untern aus deren Scheitel entstanden. In ½ der natürl. Grösse.

Figur 4. Phyllocactus. Spross, wie der in Figur 2 abgebildete, nach mehr als fünf Jahren nach der Operation; an dem einen Flügel unten ein kräftiges Wurzel-System. In ½ der natürl. Grösse.

Figur 5. Helianthus annuus. Grosse Wurzelgalle einer hypertrophischen Pflanze.

Figur 6. Helianthus annuus. Kleine Auswüchse an der Stammrinde einer hypertrophischen Pflanze.

Figur 7. Helianthus annuus. Wurzel einer hypertrophischen Pflanze, mit kleinen Gallen.

Figur 8. Phyllocactus. Stück vom Flügel eines Sprosses, zur Regeneration gebracht; auf der Innenseite der Basis die Wurzeln, am Scheitel ein Spross. In ½ der natürl. Grösse.

Figur 9. Brassica Rapa var. oleifera. Wie Figur 2 auf Tafel XVIII. Hier hat sich das obere Blatt geotropisch emporgekrümmt; das zweite, tiefer stehende, ist dagegen in seiner natürlichen Lage verblieben. In ⅔ der natürl. Grösse.

Figur 10. Kohlrabi. Zweig aus dem Blütenstande einer hypertrophischen Pflanze. An ihm ist ein kurzer knollenförmig verdickter Seitentrieb entstanden, der am Scheitel ein grosses sitzendes Blatt mit verdickter Basis trägt. In natürl. Grösse.

Figur 11 und 12. Wie Figur 7. In natürl. Grösse.

Figur 13. Kohlrabi. Wundfläche an einer Knolle. Im ersten Jahre waren daran nur Wurzeln entstanden, deren Reste noch sichtbar sind. Im zweiten haben sich zahlreiche kleine und grössere Auswüchse gebildet, von denen eine Anzahl Adventiv-Sprosse hervorbrachten. Von diesen liess man nur einen stehen; die übrigen wurden, um die Auswüchse deutlich hervortreten zu lassen, entfernt. In natürl. Grösse.

Figur 14. Helianthus annuus. Wie Figur 5. In natürl. Grösse.

Tafel XX.

Figur 1. Kohlrabi. An der etwas schmalen und langen Mutterknolle wurde durch Entfernung des Scheitels das Wachstum unterbrochen, worauf drei Seitenknollen und darunter noch einige Ansätze dazu entstanden. In fast ½ der natürl. Grösse.

Figur 2 und 3. Kohlrabi. Anschwellungen der Knoten und Blatt-Basen einer Pflanze, deren Blütenbildung unterdrückt worden war, der man aber einige Seitenglieder des Blütenstandes gelassen hatte. In Figur 2 ist der untere Teil der Zweigachse sehr stark verdickt gegenüber der Fortsetzung über dem Knoten; in Figur 3 der Seitenspross in der Achsel des Blattes beträchtlich kräftiger, als die Tragachse unter dem Knoten. In natürl. Grösse.

Figur 4. Kohlrabi. Infolge eines Schnittes, der quer über die Knolle geführt wurde und bis ans Mark reichte, entstand eine fast völlige Spaltung des Organs in zwei Hälften. Durch neue Schnitte über die Hälften entstanden daran partielle Spaltungen. Der Körper lebte bis ins dritte Jahr und erzeugte in dem Parenchym unter seinem Periderm zahlreiche auffallend gestaltete Idioblasten. In nicht ganz natürl. Grösse.

Figur 5. Helianthus annuus. Hypertrophische Pflanze mit zahlreichen, durch das Wurzelälchen hervorgerufenen, grösseren und kleineren Gallenbildungen. Ausser den in der Zeichnung dargestellten, an der Erdoberfläche gelegenen fanden sich weitere in der Erde. Im ganzen war die Zahl der grösseren Körper hier so beträchtlich, wie in keinem der sonst beobachteten Beispiele. In natürl. Grösse.

Verlag der H. LAUPP'schen Buchhandlung in Tübingen.

Ueber

Transplantation

am Pflanzenkörper.

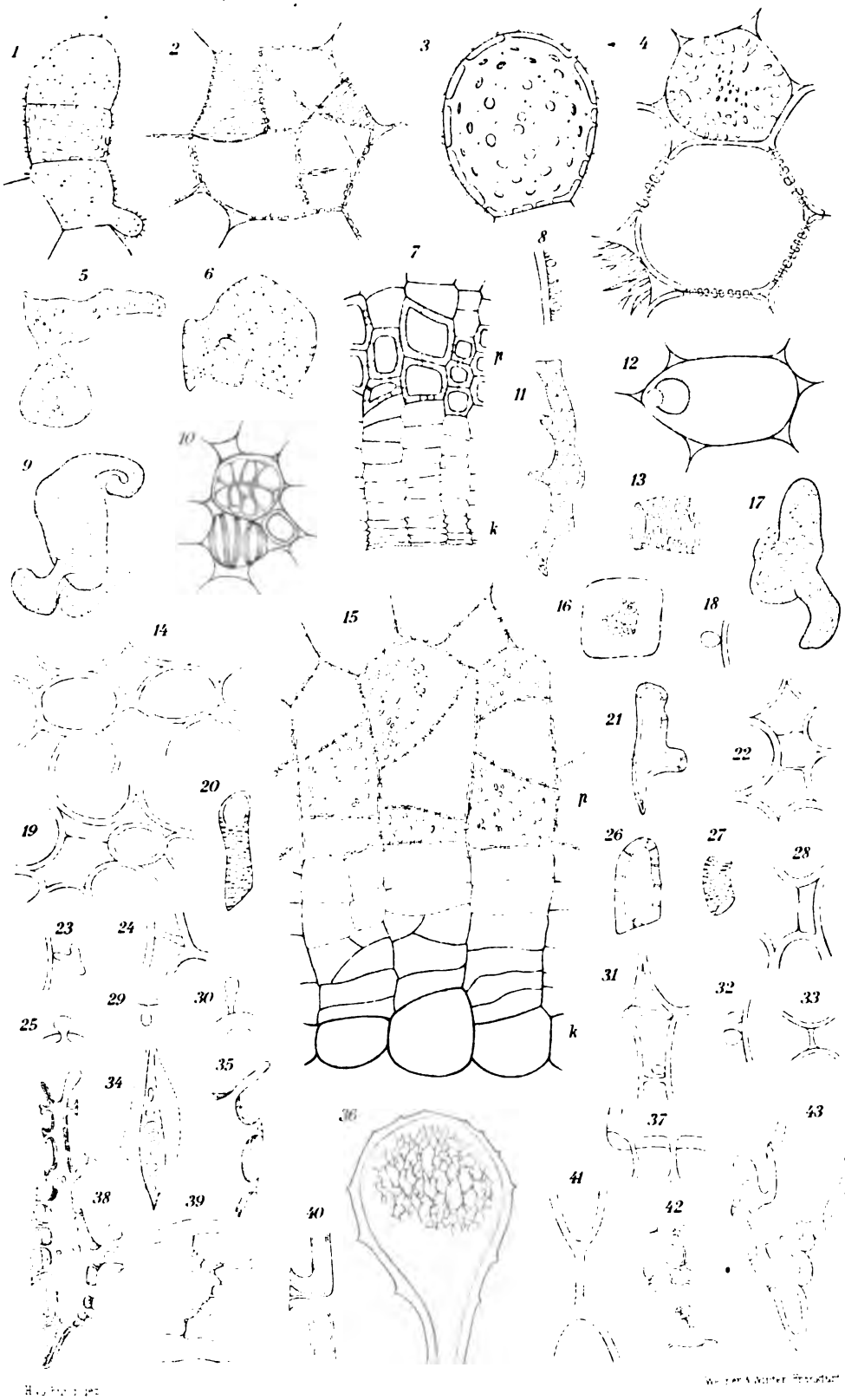
Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie.

Von

Hermann Vöchting.

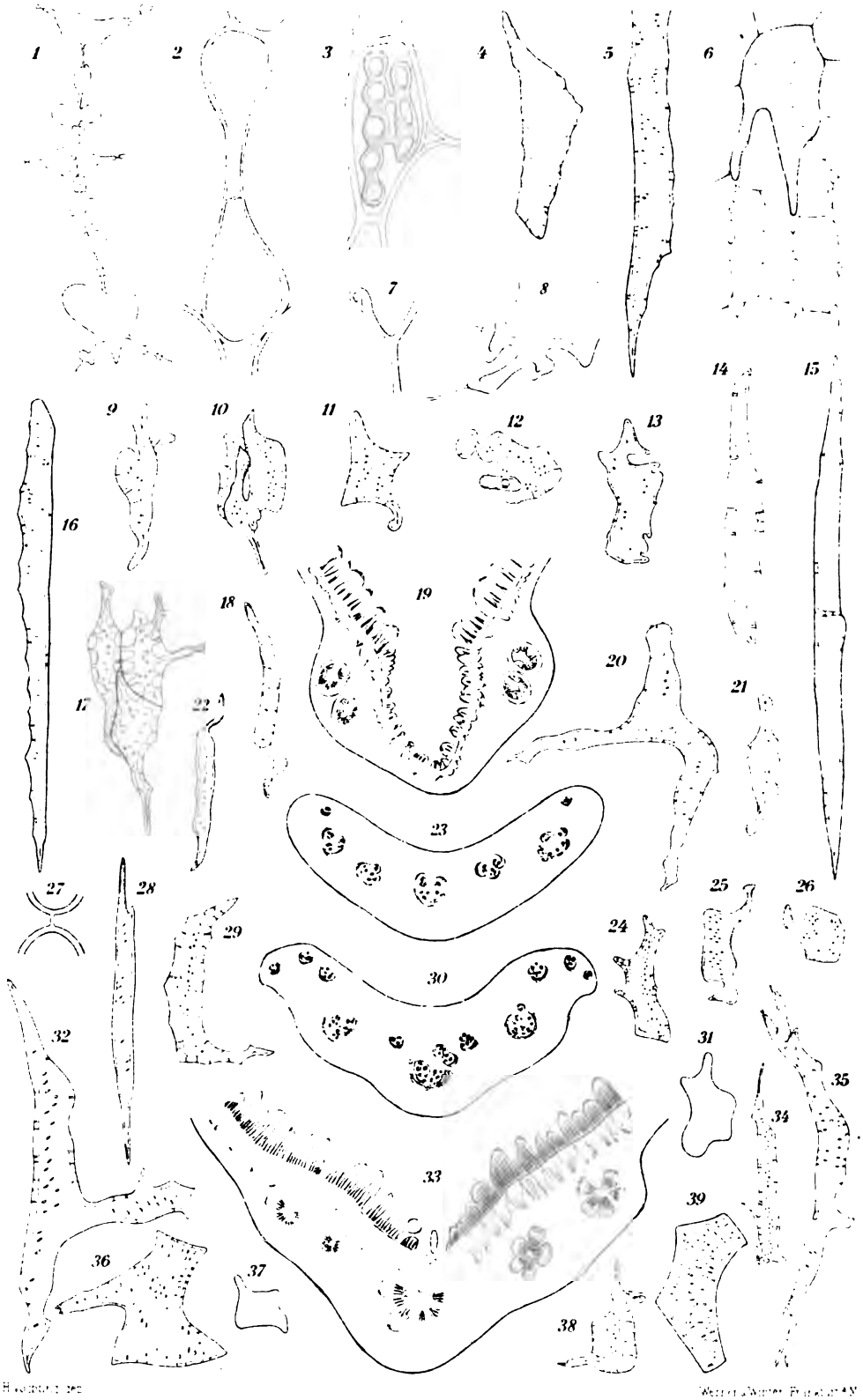
Mit 11 lithograph. Tafeln und 14 Figuren im Text.

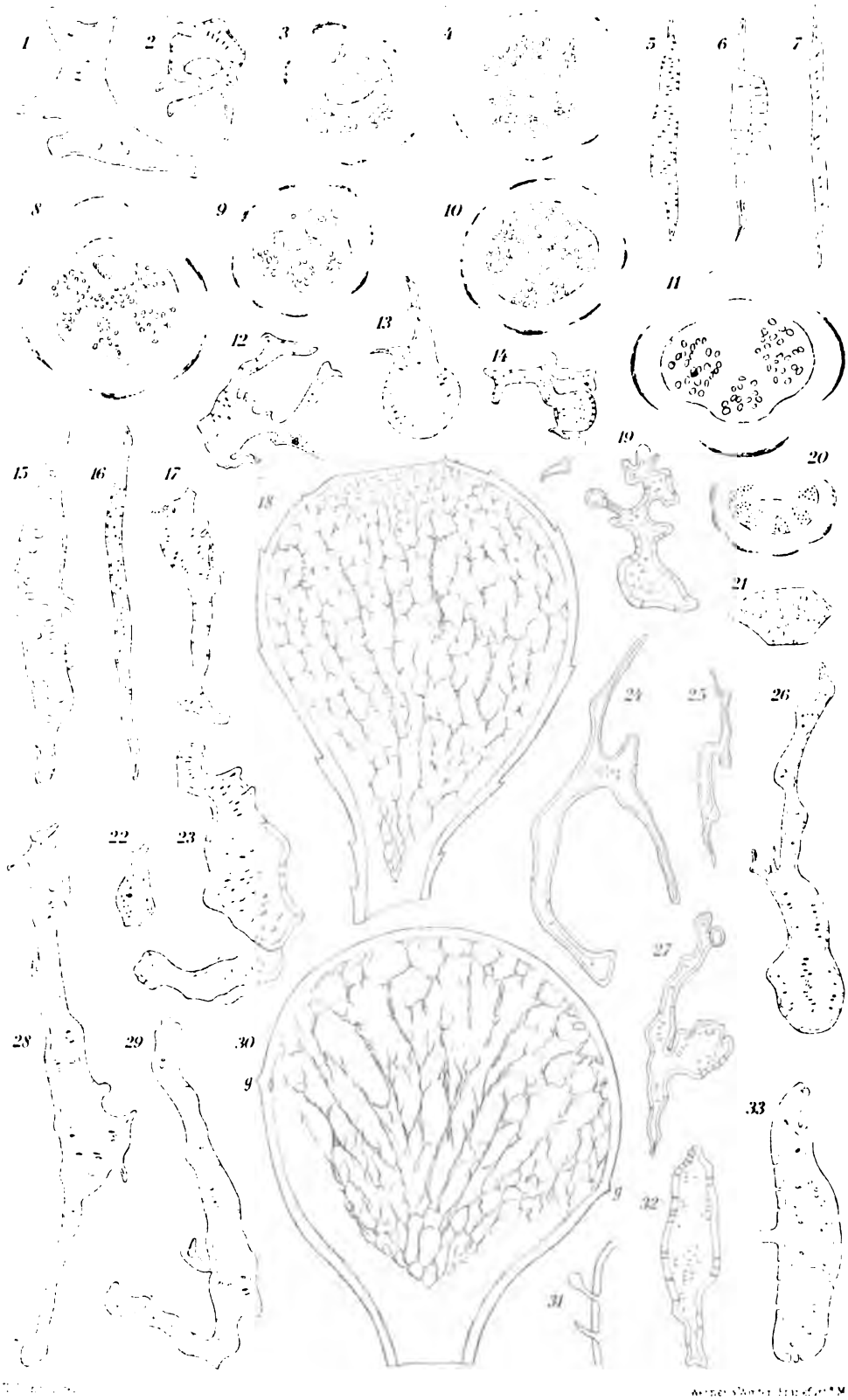
4. 1892. M. 20.—.

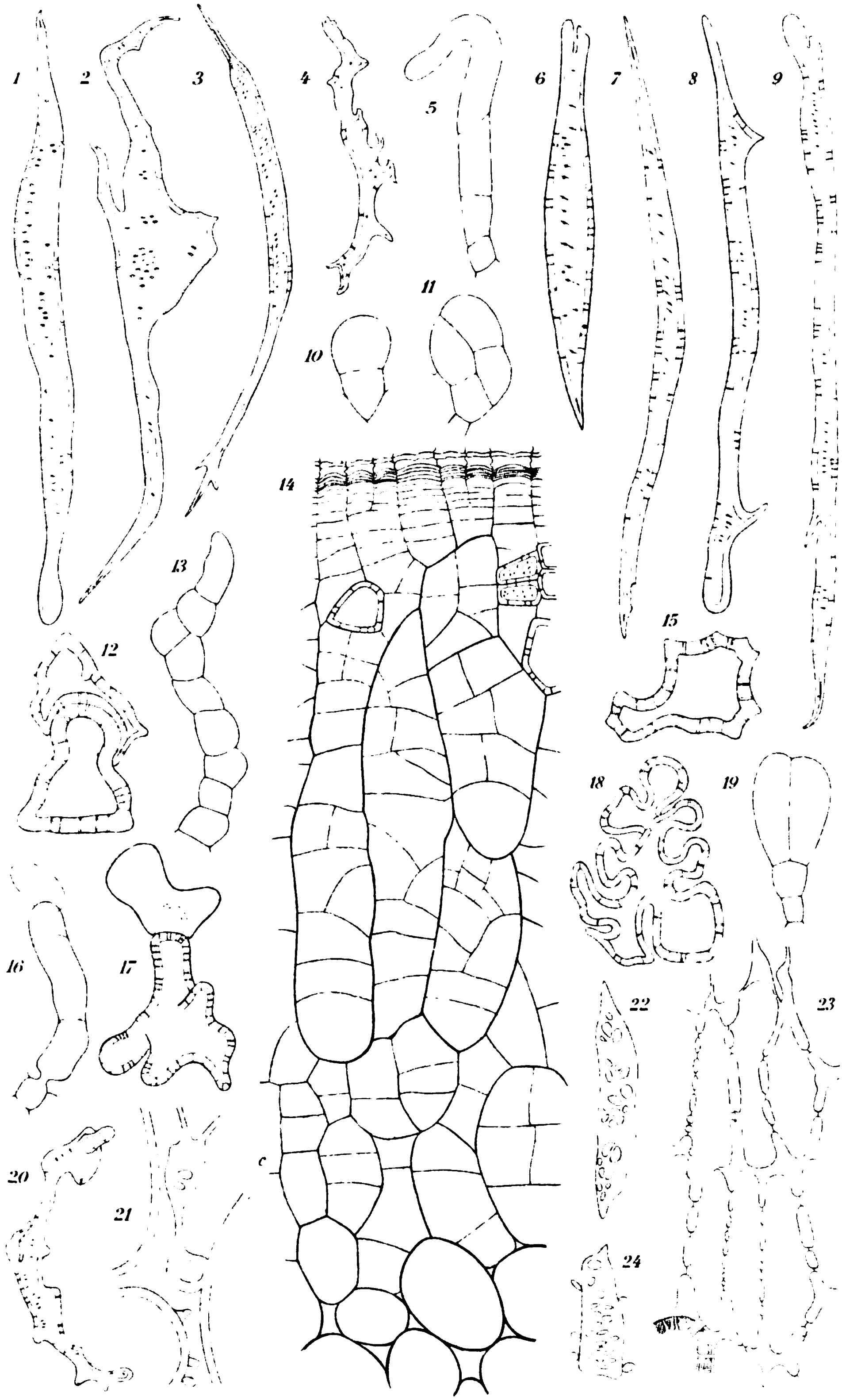


Weiner & Winter Frankfurt a/M.

F. Hoppsche Buchhandlung in Tübingen


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39

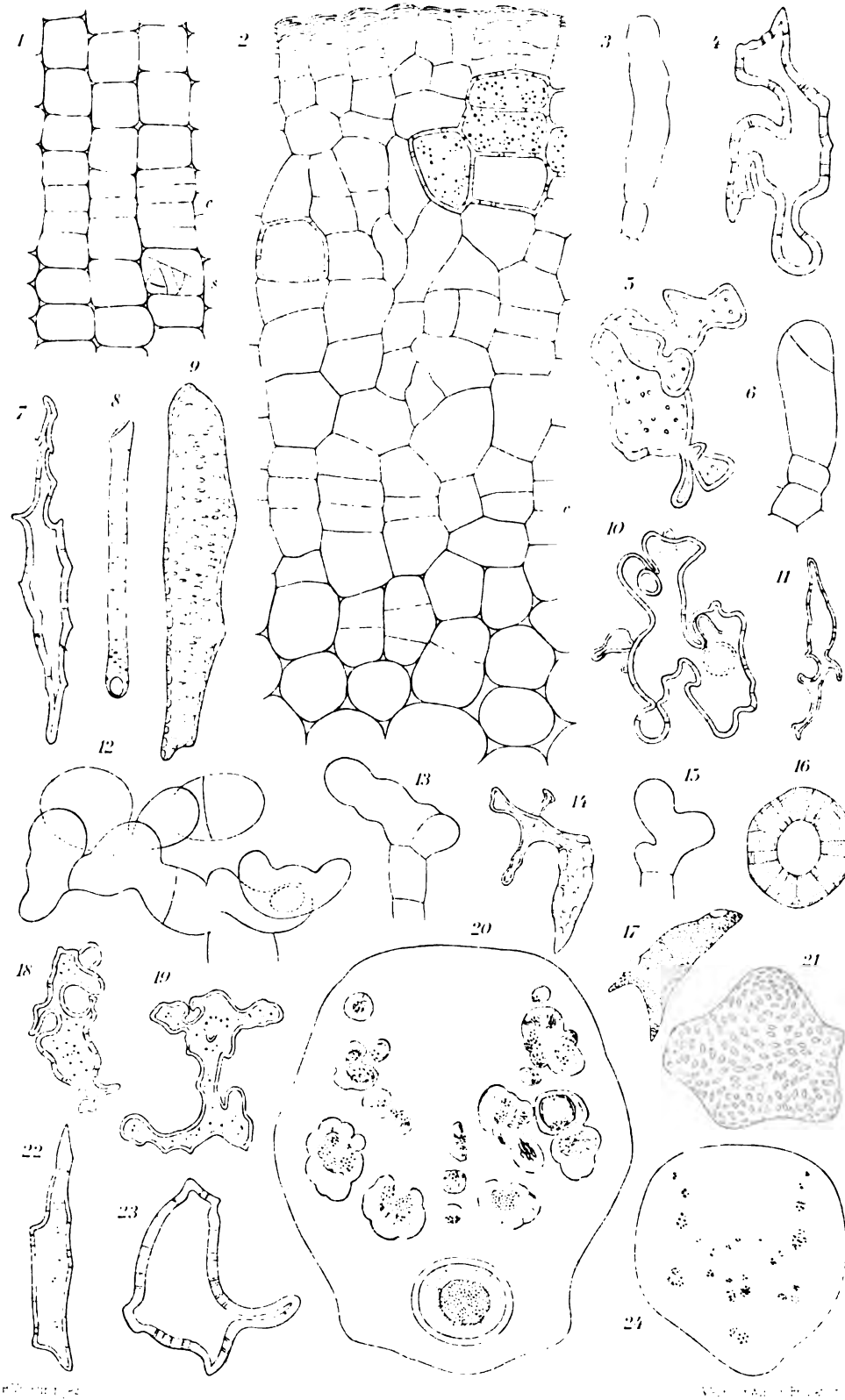

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
g
g
31
32
33

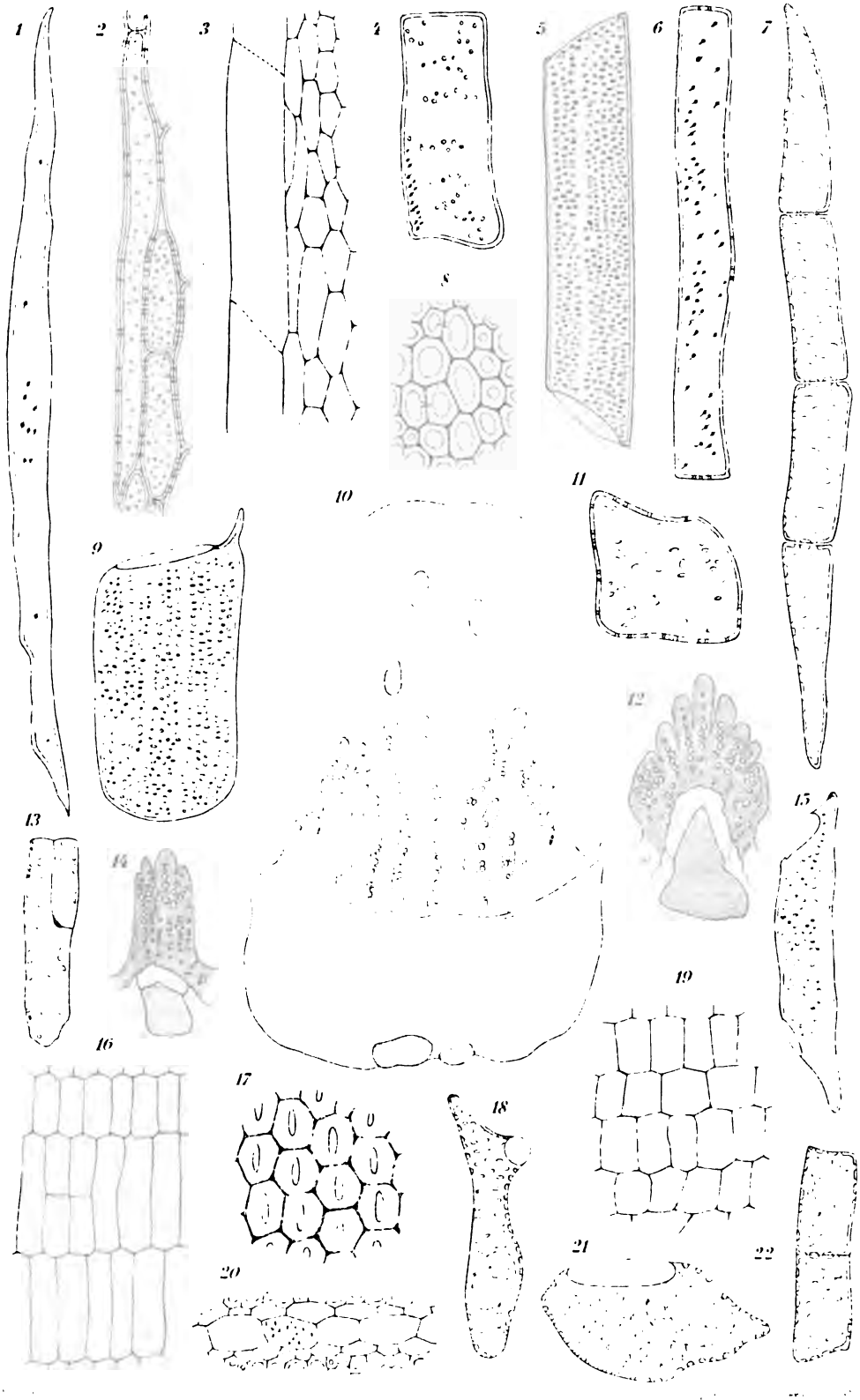


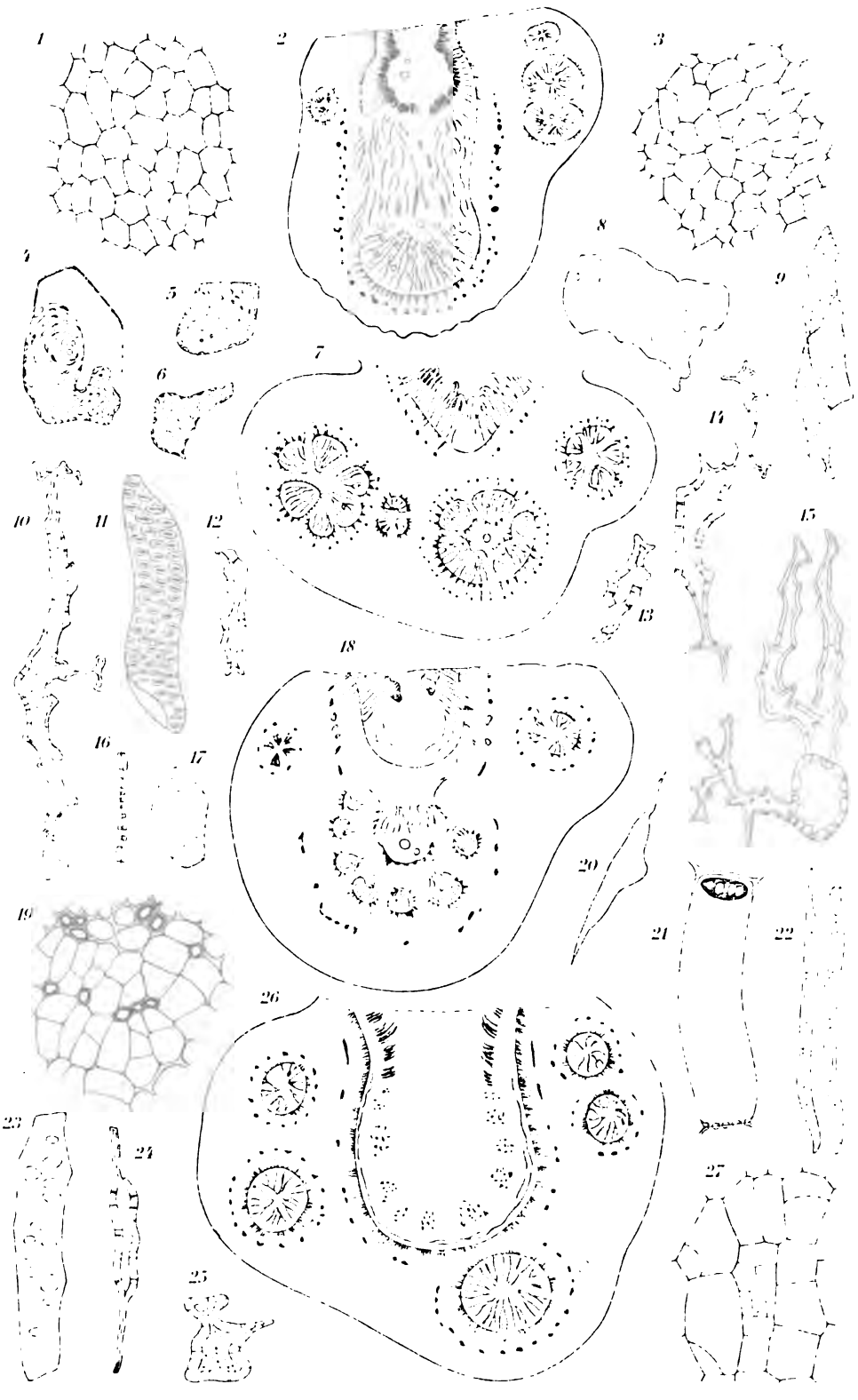
[illegible] gez.

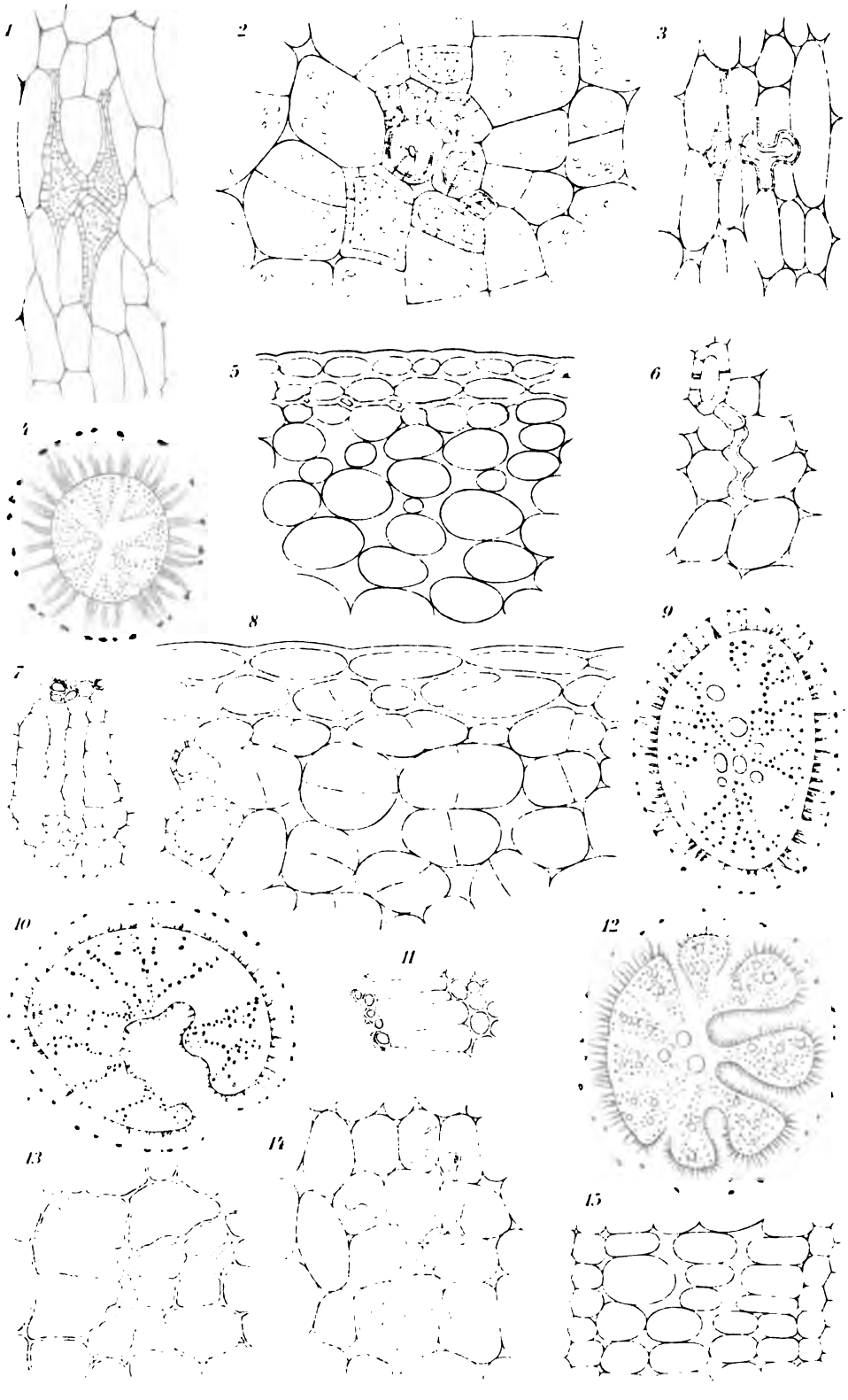
Werner & Winter, Frankfurt a/M.

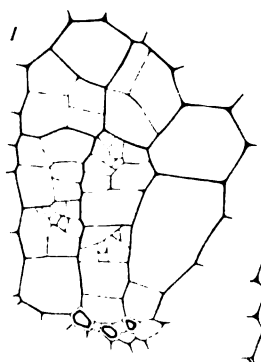
H. Laupp'sche Buchhandlung in Tübingen

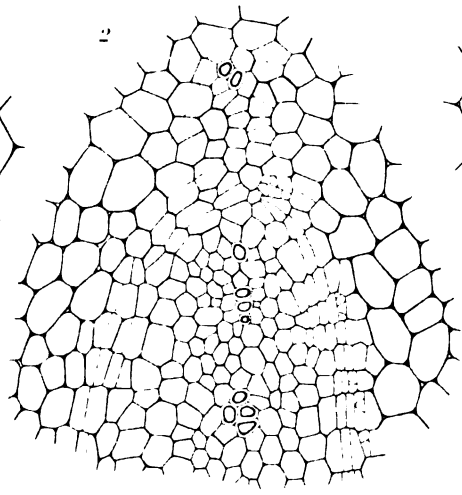

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

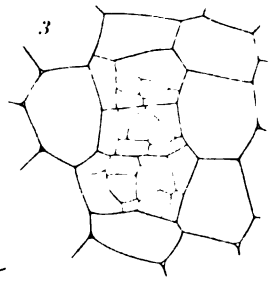

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22

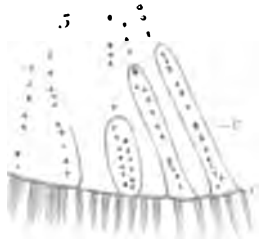

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

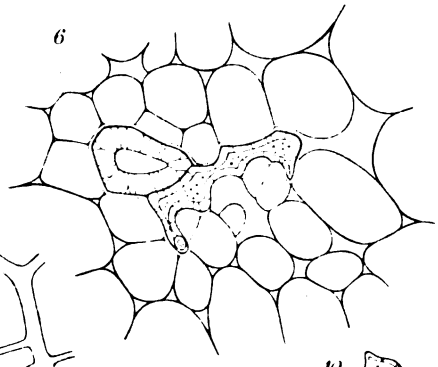

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

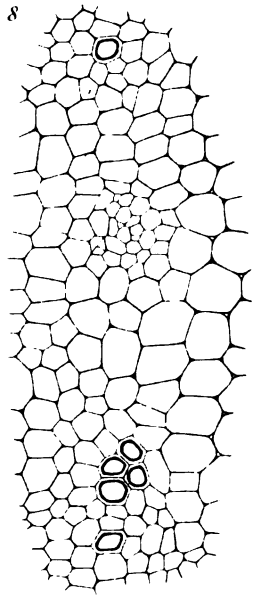

1


2

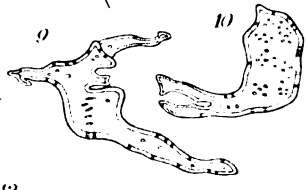

3

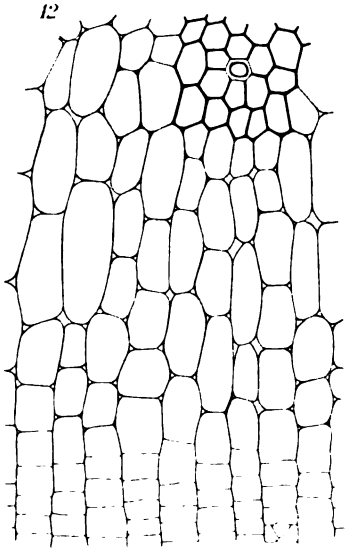

4

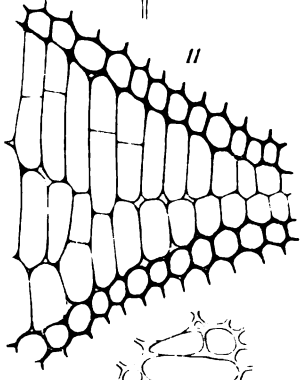

6

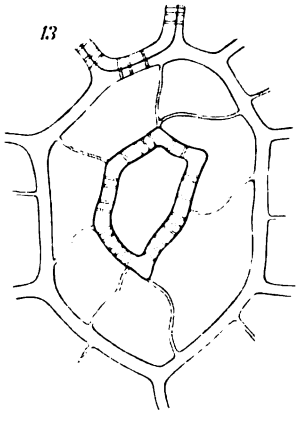

8

7

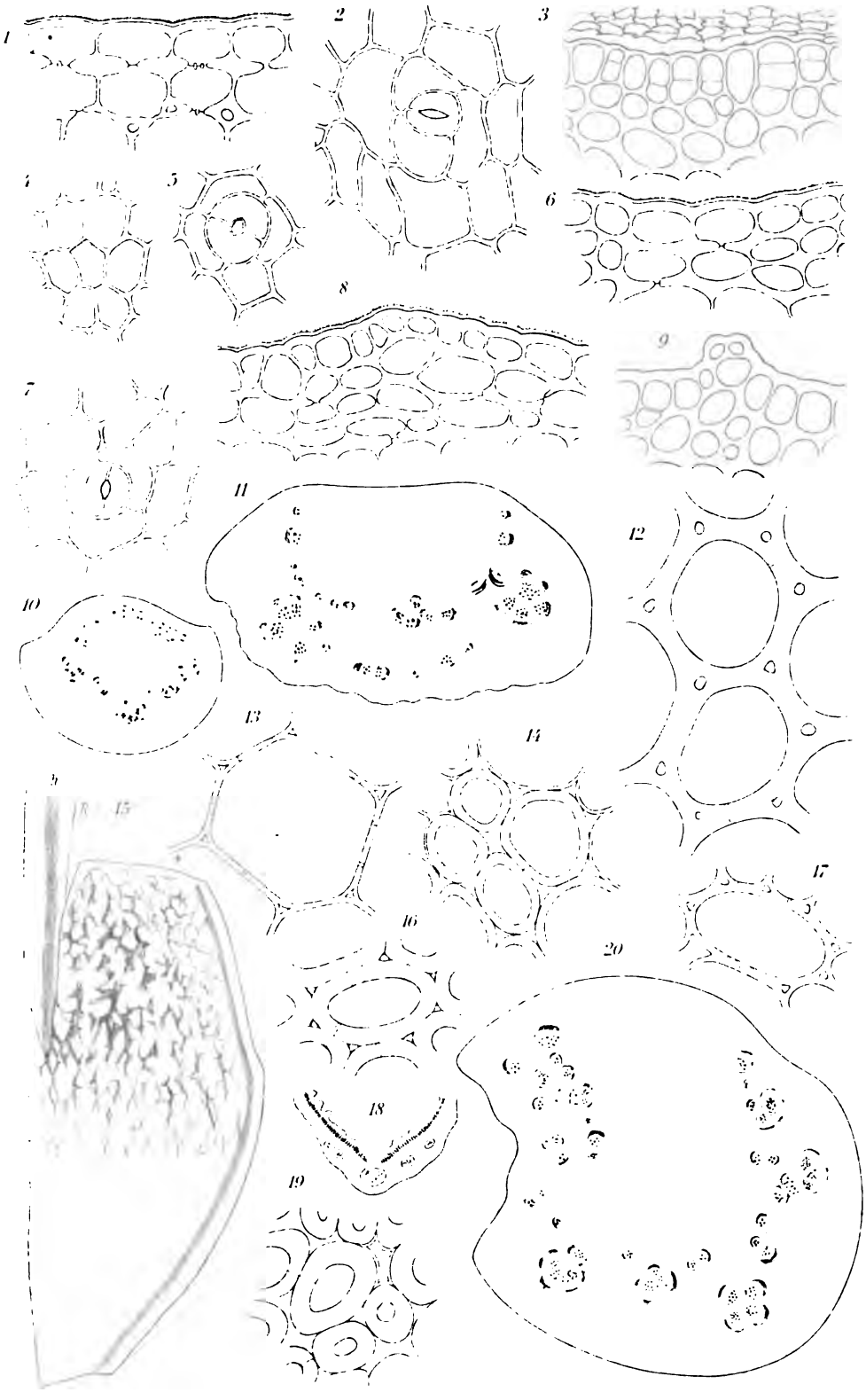

9
10

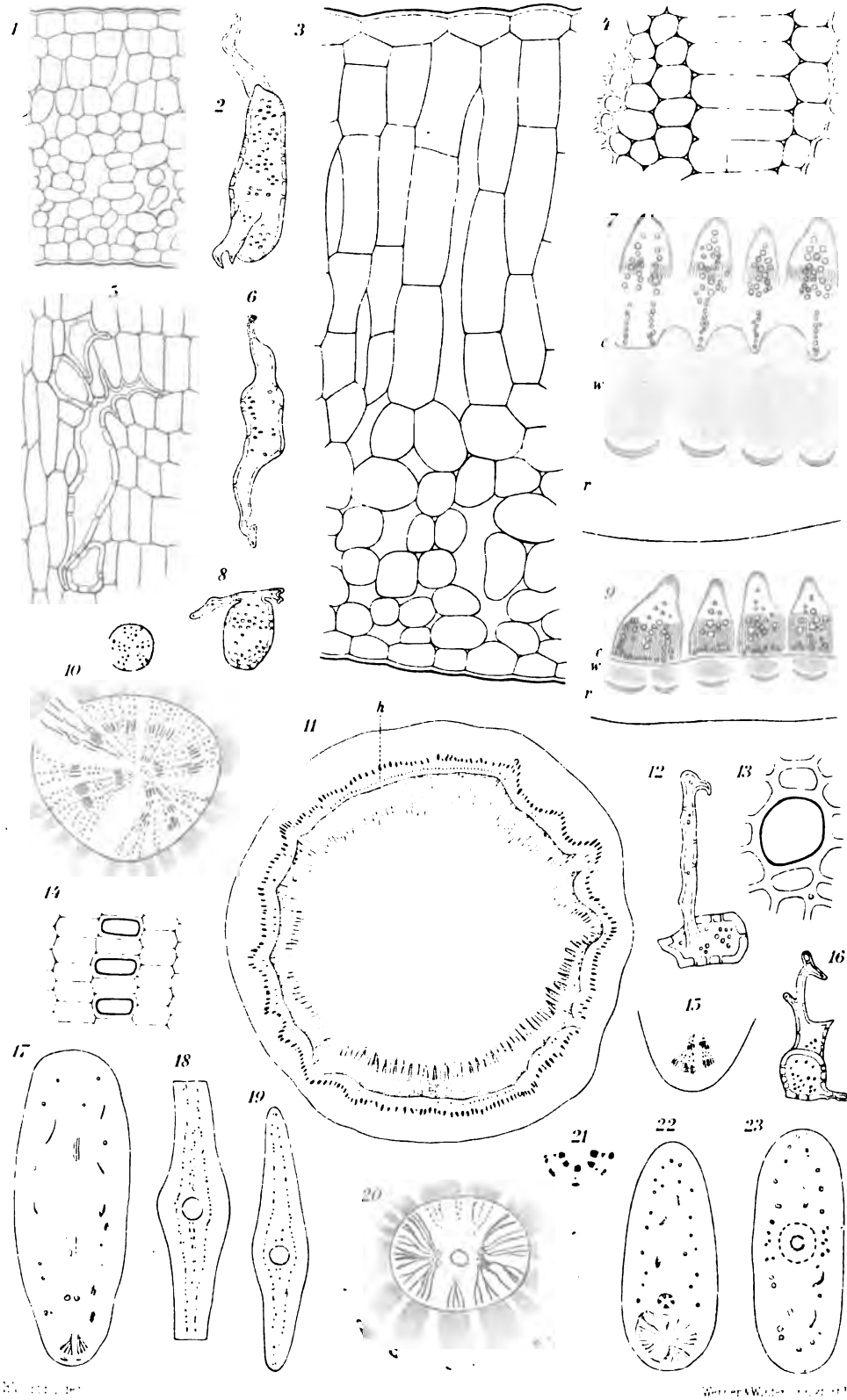

12

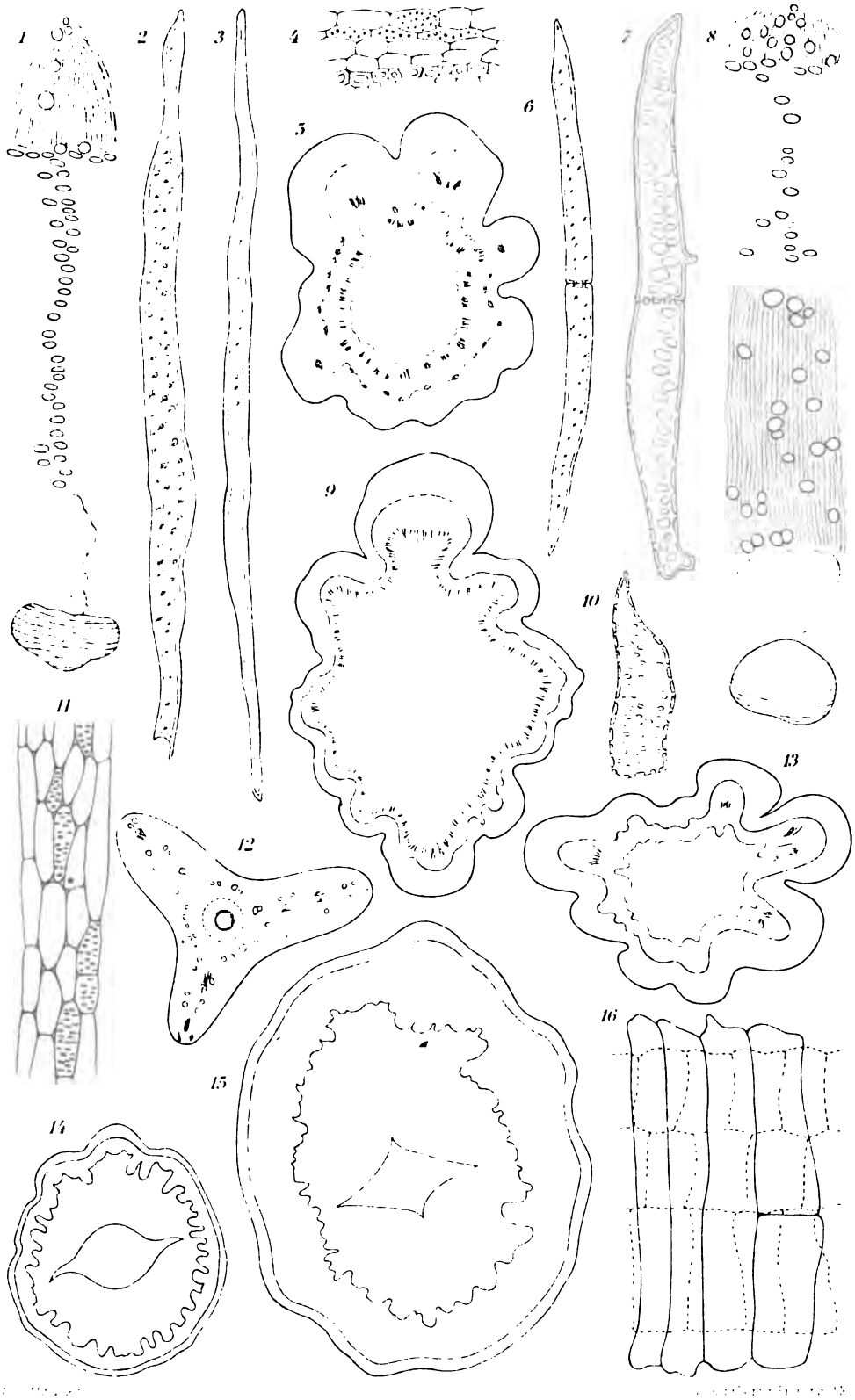

11


13

14

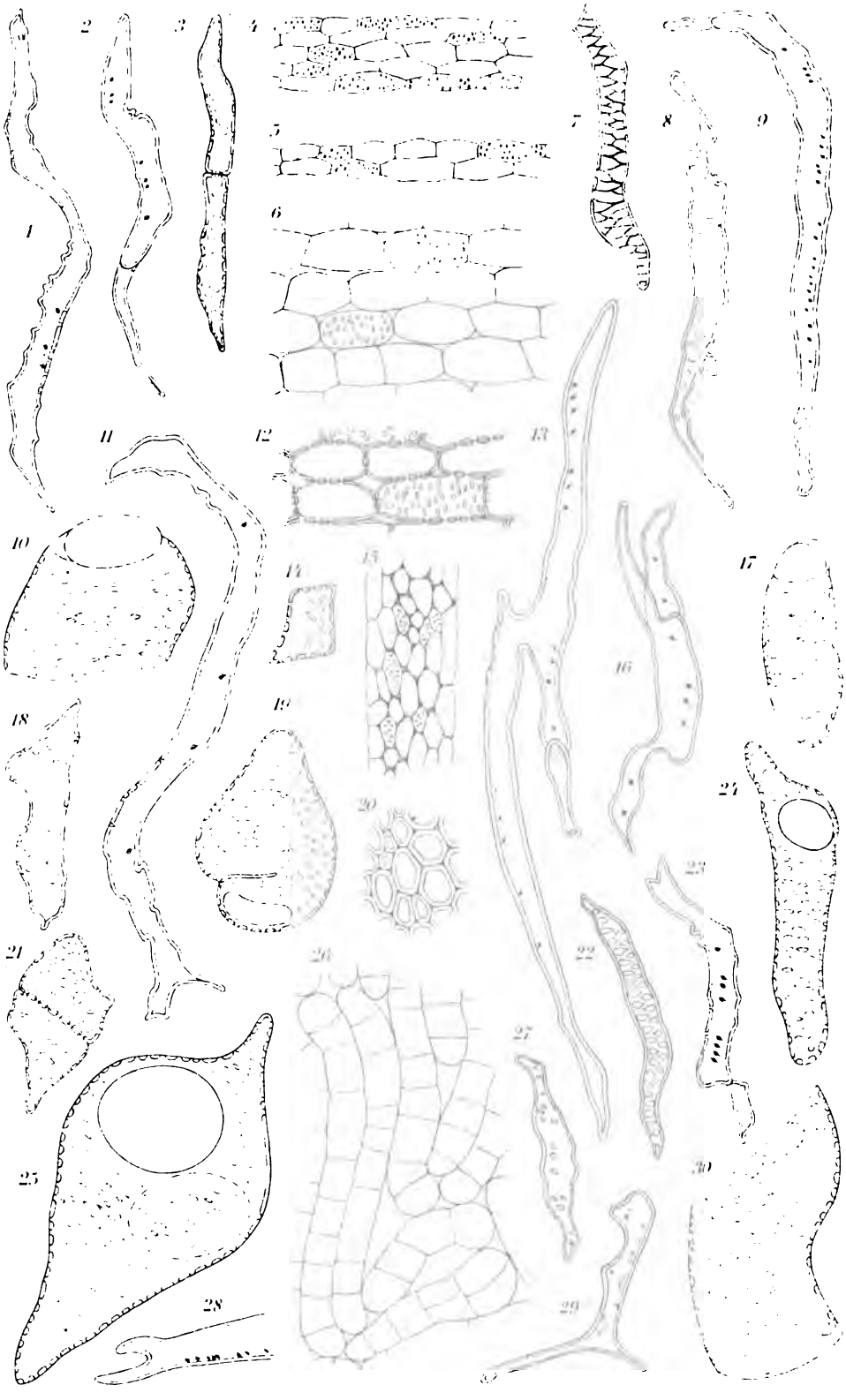

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

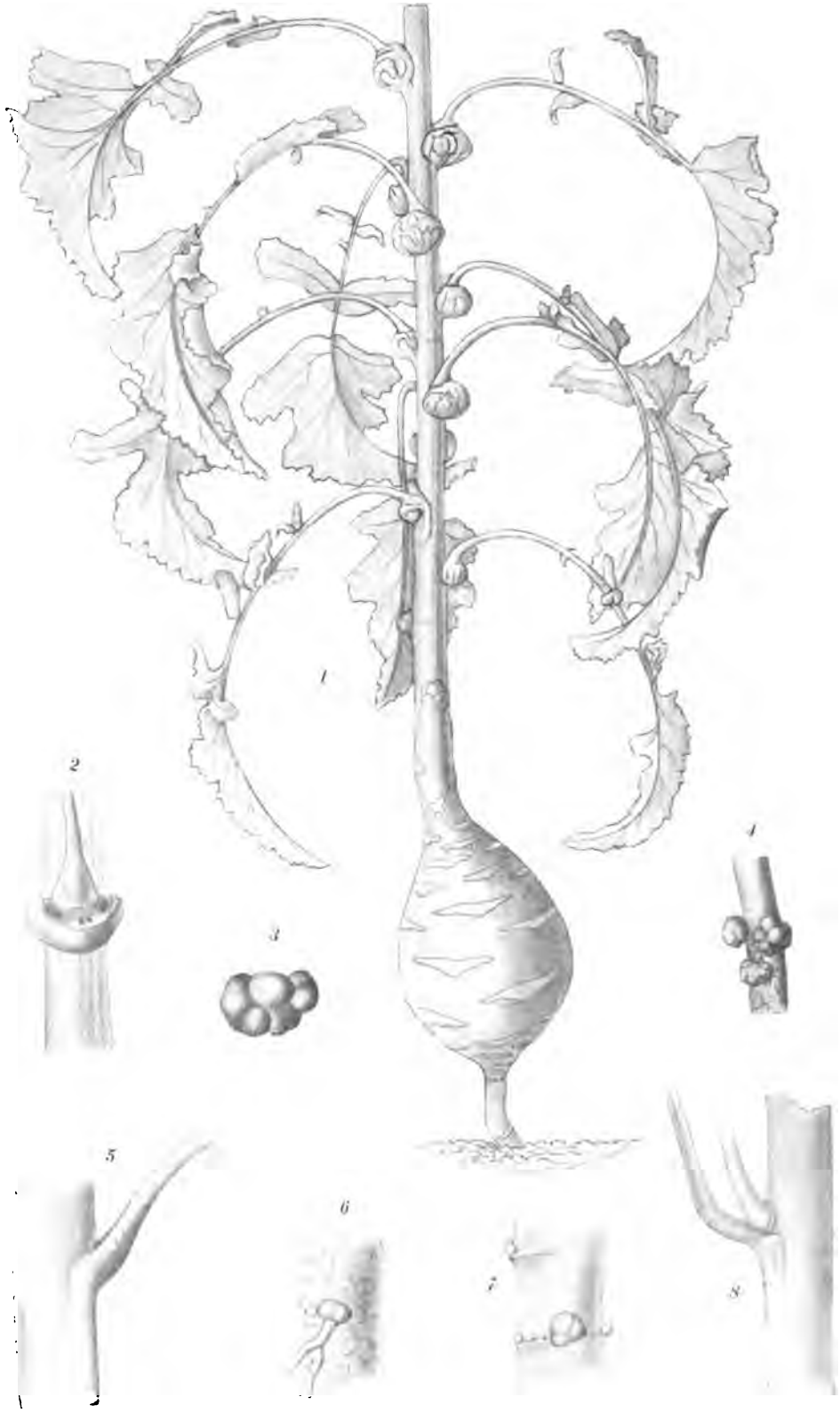

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
h
c
w
r

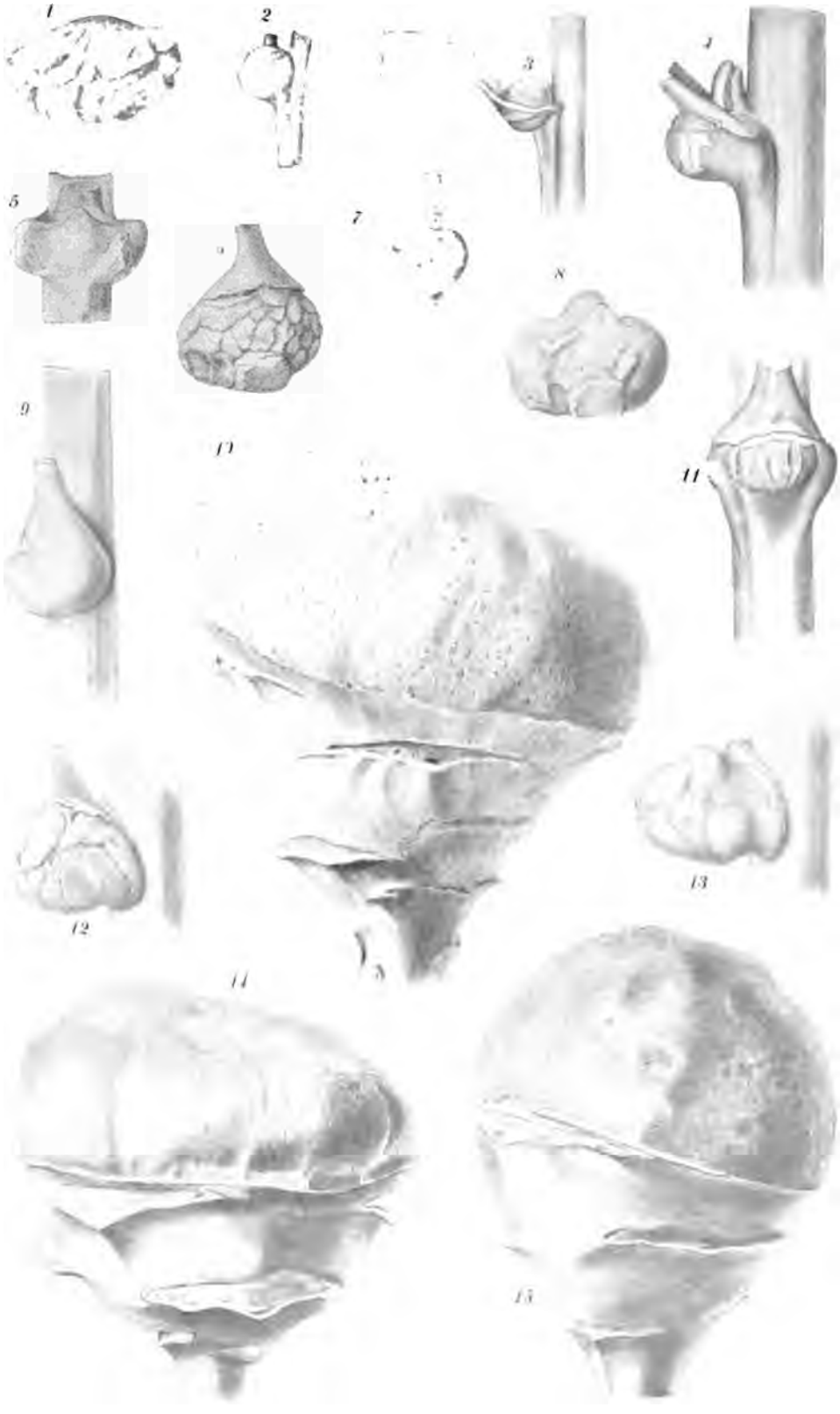

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

Vöchting.

H. Laupp'sche Buchhandlung in Tübingen.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30


1
2
3
4
5
6
7
8



Vächting. H. Laupp'sche Buchhandlung in Tübingen.

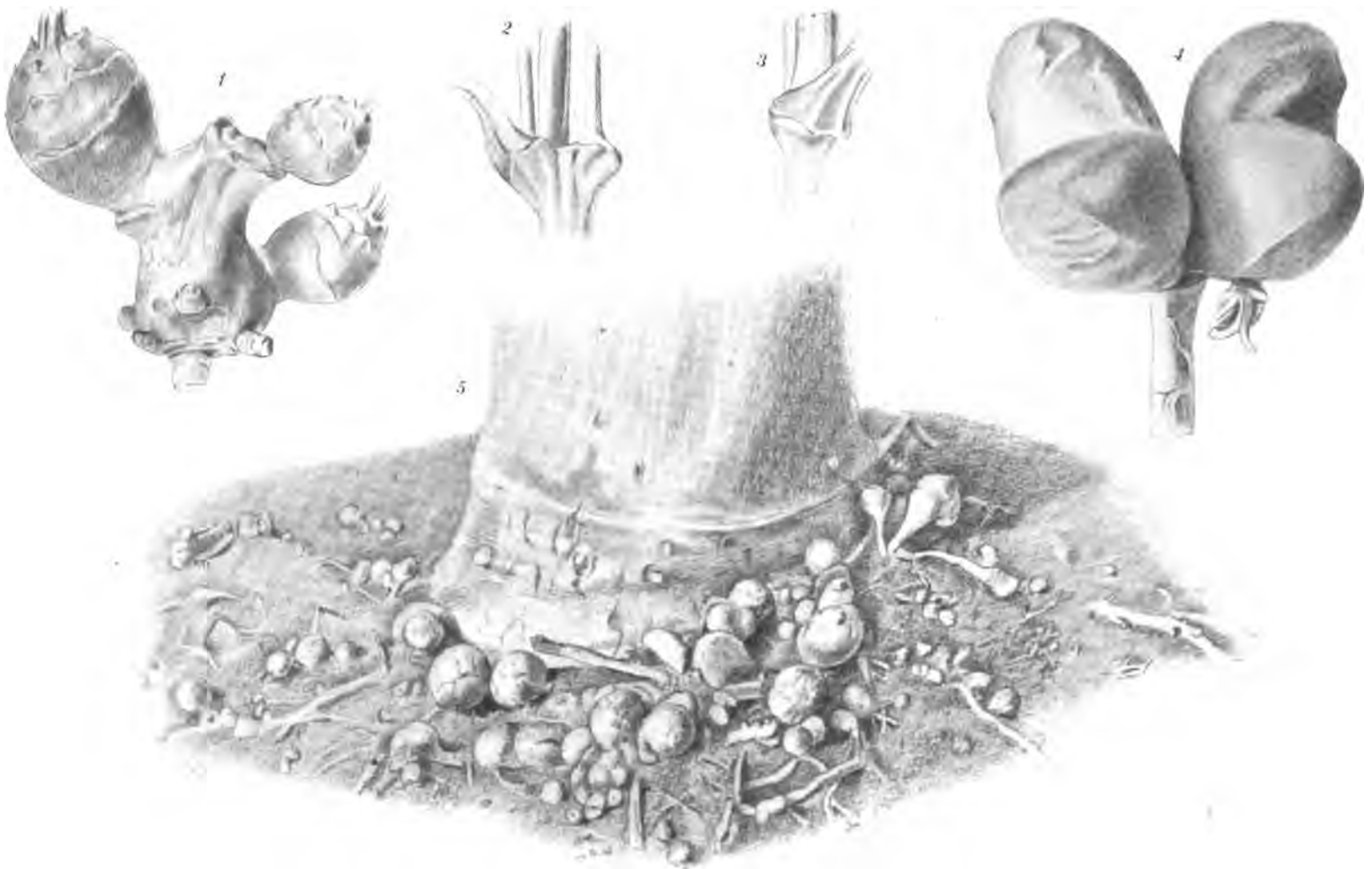
1
2
3
4
5
6
7

Vöchting.

H. Laupp'sche Buchhandlung in Tübingen.

Vöchting.

H. Laupp'sche Buchhandlung in Tübingen.


1
2
3
4
5